ISSN 0187-7151



ACTA BOTANICA MEXICANA

núm. 35 Junio 1996

Codium picturatum sp. nov. (Chlorophyta), una especie extraordinaria del Pacífico tropical mexicano
1 F. F. Pedroche y P. C. Silva

Una nueva variedad de *Mycopepon smithii* (Ascomycetes, Pleosporales)
9 F. San Martín

Nueva localidad y características de la población de *Acer skutchii* Rehder en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México
13 E. J. Jardel, R. Cuevas, A. L. Santiago, M. E. Muñoz y J. Aragón

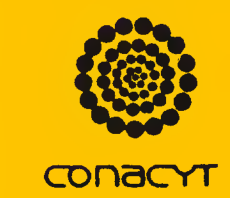
Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México
25 J. Rzedowski

Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México
45 J. L. León de la Luz, R. Coria y M. Cruz

Importancia de los elementos climáticos en la variación florística temporal de pastizales semidesérticos
65 G. A. Aguado, E. García, C. Velasco y J. L. Flores

Libros
83

Instituto de Ecología A.C.



CONSEJO EDITORIAL INTERNACIONAL

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:1-8

CODIUM PICTURATUM SP. NOV. (CHLOROPHYTA), UNA ESPECIE EXTRAORDINARIA DEL PACIFICO TROPICAL MEXICANO

Francisco F. Pedroche[1]

Depto. de Hidrobiología, CBS
UAM-Iztapalapa
Apdo. Postal 55-535
México, D.F. 09340, México

y

Paul C. Silva

University Herbarium
University of California
Berkeley, CA 94720-2465, USA

RESUMEN

Se describe una nueva especie costrosa de *Codium* con un talo muy delgado, *C. picturatum* F.F. Pedroche et P.C. Silva, que crece desde la parte sur del Golfo de California a lo largo de la costa tropical del Pacífico mexicano, Panamá, Colombia y las Islas Galápagos. Anatómicamente es muy diferente del resto de las especies costrosas, incluyendo *C. hubbsii* Dawson y *C. setchelli* Gardner, dos miembros pertenecientes al grupo de *C. adhaerens* conocidos con anterioridad para el Pacífico de México. En estas especies, utrículos hijos se producen por gemación de los utrículos parentales y forman agrupamientos que son fáciles de separar por disección. En *C. picturatum*, los utrículos hijos se forman en el extremo de filamentos producidos por los parentales, como ocurre en las especies de talos erectos y ramificados, pero la mayoría de los filamentos se encuentran acortados a tal punto que los utrículos hijos nacen directamente sobre el que los origina. Los filamentos medulares son tortuosos y ramificados cercanamente, lo que dificulta la disección del talo.

ABSTRACT

A very thin crustose *Codium*, occurring in the southern part of the Gulf of California and along the tropical Pacific coast of Mexico southward to Panama, Colombia, and the Galapagos Islands, is described as a new species, *C. picturatum* F.F. Pedroche et P.C. Silva. Its anatomy is very different from that of other crustose species, including *C. hubbsii* Dawson and *C. setchellii* Gardner, two members of the *C. adhaerens* group known from Pacific Mexico. In that group, daughter utricles are produced by budding from parent utricles, resulting in clusters that are easily separated by dissection. In *C. picturatum* daughter utricles are formed at the end of filaments produced by parent utricles, as in erect, branched thalli, but with most filaments being shortened, some to the point that daughter utricles are borne directly on the parent utricle. The medullary filaments are tortuous and closely branched, so that dissection of the thallus is difficult.

---

[1] Dirección actual: University Herbarium, University of California, Berkeley, CA 94720-2465, USA.

Los litorales de México son bien conocidos por sus diversas e interesantes ficofloras marinas. Las costas del Atlántico y Caribe comparten la flora tropical que se distribuye a ambos lados del ecuador, de Brasil a Bermuda, y aunque la representación algal en nuestro país es rica en especies, incluye pocas si es que ninguna, completamente exclusiva en México. En contraste, la costa del Pacífico comprende tres áreas florísticas: Baja California Occidental incluyendo las islas oceánicas, de las cuales destaca Isla Guadalupe; el Golfo de California; y el Pacífico mexicano al sur de Mazatlán. Las dos primeras regiones resaltan por su alto grado de endemismo, y mientras que la tercera es relativamente pobre en especies, muestreos intensivos están demostrando la existencia de algas, con distribución limitada, no descritas anteriormente. Uno de esos taxa es el que se describe a continuación.

En 1978 se recolectó un talo costroso muy delgado, perteneciente al género *Codium*, en la región de Chamela, Jalisco (Pedroche y González González, 1981, como *Codium* sp.). Este fragmento carecía de estructuras reproductoras, pero pesquisas subsecuentes en localidades desde Playa La Audiencia, Colima hasta Isla La Roqueta en Guerrero, hacia el sur, brindaron material fértil. Tales colecciones integraron un número suficiente de poblaciones como para permitir la caracterización completa de esta especie tan singular. Durante el desarrollo del estudio, la distribución conocida de *C. picturatum* se ha extendido hacia el norte, a la parte sur del Golfo de California, y hacia el sur a la costa de Panamá, Colombia y las Islas Galápagos.

Todas las muestras fueron fijadas en formol neutro a 4% preparado con agua de mar. Los dibujos se efectuaron con la ayuda de una cámara clara.

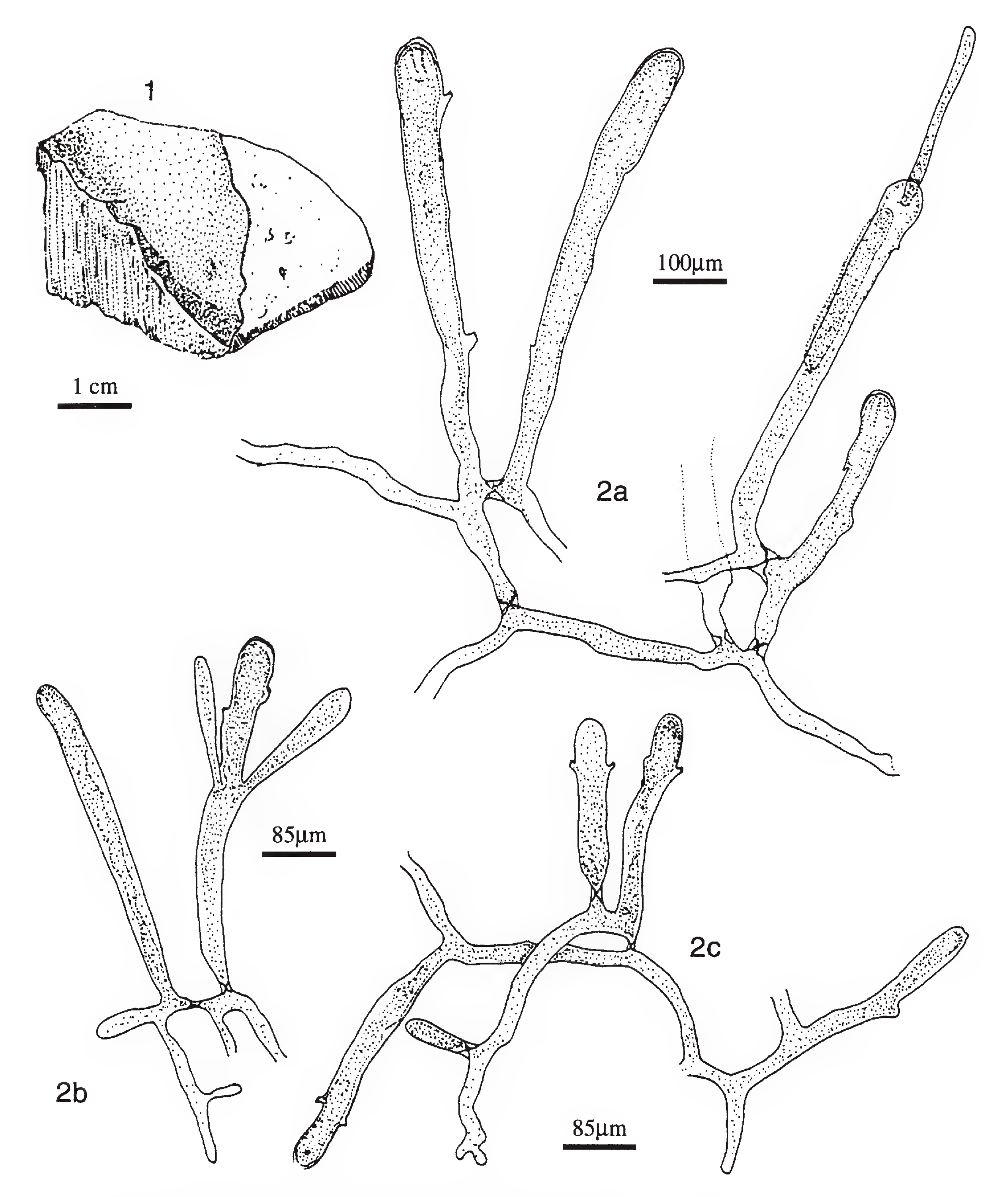
Codium picturatum F. F. Pedroche et P. C. Silva, sp. nov. (Figs. 1-6).

Thallus applanatus, 1-2 mm crassus, firme spongiosus, sustrato firme adhaerens, crustam irregularem indefinatamque sine marginibus libris formans, pagina laevi. Utriculi difficulter disparandi, greges parvas sed non familias utriculorum formantes. Utriculi primarii ex illis secundariis non distinguibiles, uterque ex filamentis orientibus irregularissime e parte basali utriculorum vel e filamentis medullosis sympodialiter formati, obturaculium in loco originis e filamento evolutum.

Utriculi subcylindrici vel plusminusve claviformes, (270-) 400-900 (-1200) µm long., (38-) 55-85 (-125) µm diam. Apices rotundati, membrana utricularis tenuis (1.5 µm), ad apicem crassescens (-2.4 µm). Pili et cicatrices aliquando adsunt, 1-aliquot per utriculo, (45-) 60-115 (-160) µm infra apicem portati. Filamenta medullosa tortuosa et arcte ramificata, maximam partem 20-35 µm diam., plerumque haptera formantia, stratum tenue infra vallum utricularem efferentia. Gametangia fusiformia, 160-240 (-270) µm long., 48-78 µm diam., unum per utriculum in pediculo cylindrico (15µm long.) portatum, in parte (190-) 230-335 (-365) µm infra apicem inventa.

Talo aplanado de 1-2 mm de grosor, superficie lisa, textura firme-esponjosa, firmemente adherido al substrato formando una costra irregular e indefinida sin márgenes libres.

Disección del talo difícil, resultando en grupos pequeños de utrículos, pero sin formar familias. Utrículos primarios indistinguibles de los secundarios, todos formados simpodialmente a partir de filamentos que surgen, de manera altamente irregular, de la región basal de



Figs. 1 y 2. *Codium picturatum*. 1. Hábito sobre una roca (Playa La Audiencia, Col.). 2. Diversidad de utrículos: a: Mezcález, Jal.; b y c: Zihuatanejo, Gro.

utrículos ya existentes o de otros filamentos medulares, con un septo desarrollándose en el punto de origen del filamento. Utrículos subcilíndricos a ligeramente claviformes (270-) 400-900 (-1200) µm en longitud, (38-) 55-85 (-125) µm en diámetro. Apices redondeados,

pared utricular delgada (1.6 µm), ligeramente engrosada (-24 µm) en los ápices. Pelos o cicatrices ocasionales, de uno a varios por utrículo, situados entre (45-) 60-115 (-160) µm del ápice. Filamentos medulares tortuosos y ramificados cercanamente, la mayoría de 20-35 µm de diámetro, comúnmente formando estructuras de fijación, integrando una capa fina por debajo de la palizada de utrículos.

Gametangios fusiformes, 160-240 (-270) µm en longitud, 48-78 µm de diámetro, uno por utrículo naciendo sobre un pedicelo cilíndrico de 15 µm de longitud, situados en una zona entre (190-) 230-335 (-365) µm por debajo del ápice.

Holotipo: Playa La Audiencia [cerca Manzanillo], Colima, México. Sobre rocas expuestas en marea baja, en áreas de oleaje moderado. 22.III.1991, *Pedroche* et al. *FP12ne* (MEXU, isotipos en UAMIZ y UC).

Nombre mal aplicado: *Codium setchellii*. Taylor, 1945, pág. 68 (pro parte); Riosmena Rodríguez et al., 1992, pág. 14; León et al., 1993, pág. 199. El registro de Brusca y Thomson (1975) para Bahía Pulmo, en la parte sur del Golfo de California, se refiere seguramente a *C. picturatum*, aunque no hemos tenido oportunidad de revisar los ejemplares.

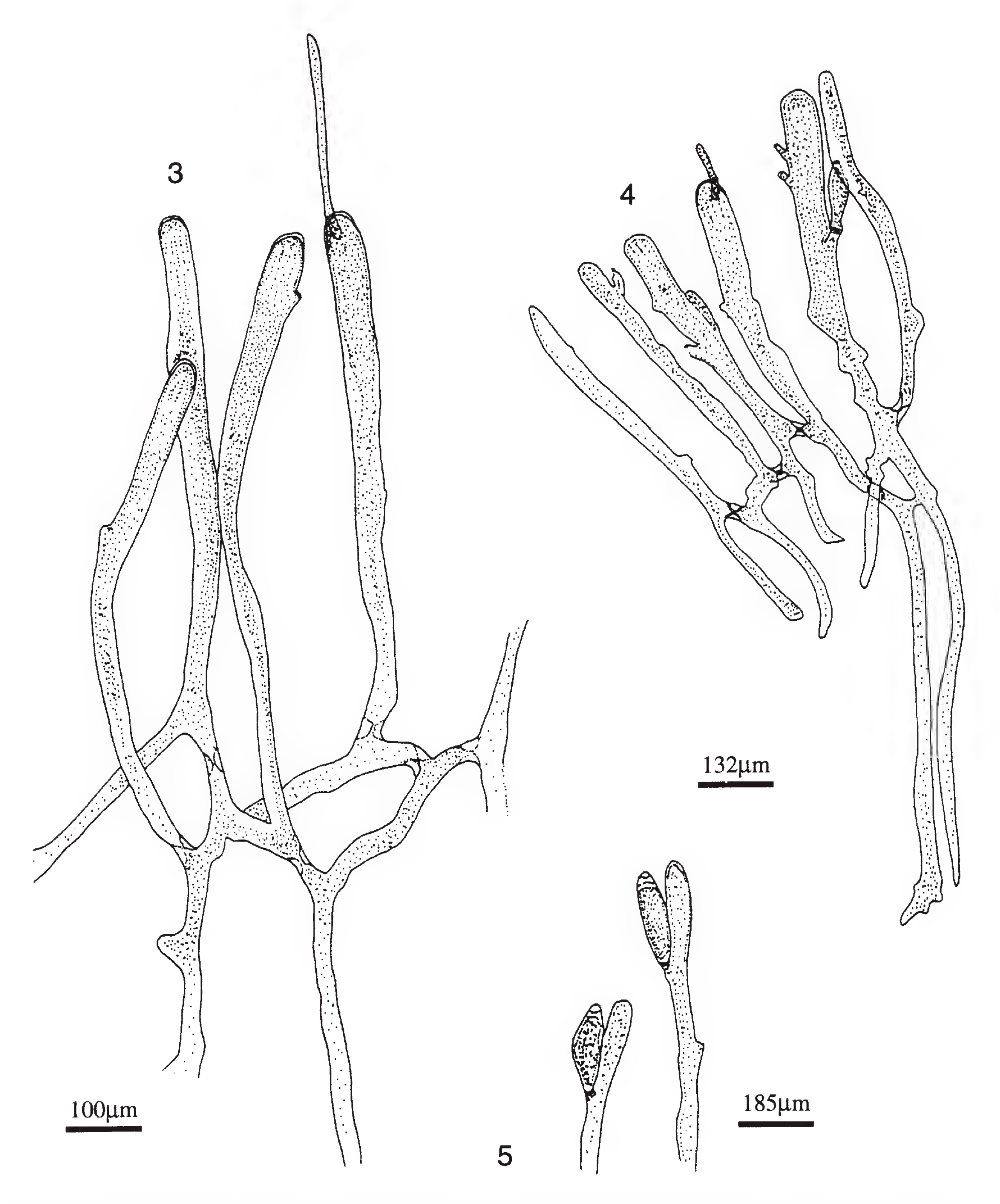
Codium picturatum es también la especie mencionada por Dawson (1959, pág. 16) como "a thin, prostrate species" del Golfo de California; así mismo, *Codium* spec. de Schnetter y Bula Meyer (1982, págs. 39-40) para Colombia.

Material adicional: MEXICO. Baja California Sur. Isla San Ildefonso, 24.IV.1958, *E. Y. Dawson 18725* (LAM); Punta Perico, Isla Carmen, 30.III.1982, *P. C. Silva* y *R. L. Moe 7-24* (UC); Puerto Escondido, 22.IV.1958, *E. Y. Dawson 18779* (UC, LAM); Bahía Agua Verde, 20.IV.1958, *E. Y. Dawson 18911* (LAM); Punta San Evaristo, 19.IV.1958, *E. Y. Dawson 18956* (LAM); lado este de Isla Partida, 28.IV.1958, *E. Y. Dawson 18587* (LAM); entre Isla Espíritu Santo e Isla Partida, 17.IV.1958, *E. Y. Dawson 18932* (UC, LAM); La Lobera, Isla Espíritu Santo, 17.V.1991, *Neri Melo s.n.* (FBCS); Calerita, 8.V.1990, *Riosmena Rodríguez s.n.* (FBCS). Jalisco. Chamela, 3.IV.1978, *Pedroche* et al. *ch-2-36* (FCME); Mezcález, 21.III.1991, *Pedroche* et al. *FP5ne* (UAMIZ); Tenacatita, 21.III.1991, *Pedroche FP28ne* (UAMIZ). Michoacán. Caleta de Campos, 1.IX.1990, *D. Fragoso* y *D. León PTM 3964* (FCME). Guerrero. Las Gatas, Zihuatanejo, 24.VI.1981, *Pedroche s.n.* (UAMIZ); Isla Roqueta, Acapulco, 29.III.1984, *Candelaria s.n.* (FCME). PANAMA. I. Jicarita, 21.II.1934 *W. R. Taylor 34-508* (UC). COLOMBIA. Isla Gorgonilla, 21.V.1979, *G. Bula C-186* (Herb. Bula Meyer). ECUADOR. Islas Galápagos. Isla Pinta, 2.II.1933, *Schmitt 46A-33* (MICH); Isla Santa María, *W. R. Taylor 34-242* (LAM, MICH).

Habitat: Crece adherido a rocas y conchas de bivalvos, libres de arena, en zona mesomareal baja o inframareal somera.

Distribución conocida (Fig. 6): Golfo de California (26°37'N), México a las Islas Galápagos, Ecuador (1°15'S).

El epíteto de esta especie proviene del latin *picturatus*, palabra que significa pintado y que alude a la apariencia de este talo muy delgado, sobre el sustrato.



Figs. 3-5. *Codium picturatum*. 3. Utrículos de la porción central del talo, mostrando el septo en la base y pelo apical (Mezcález, Jal.). 4. Secuencia de utrículos en los que se observa la reducción del crecimiento simpodial y los procesos de fijación en algunos filamentos medulares (Playa La Audiencia, Col.). 5. Gametangios en la porción superior de los utrículos (Ibid.).

DISCUSION

En el título que decidimos utilizar, el adjetivo "extraordinaria" se refiere a las características anatómicas, casi únicas para éste género. Mientras que el talo tiene, a simple vista, parecido con otras especies costrosas (por ejemplo, *C. hubbsii* Dawson y *C. setchelli* Gardner en la flora ficológica del Pacífico de Baja California), el desarrollo y la estructura madura de los utrículos difieren completamente de lo observado en esos taxa. *Codium hubbsii* se encuentra principalmente en las islas de California del Sur y de Baja California, desde Isla Santa Catalina hasta Rocas Alijos. A lo largo de la costa peninsular, ha sido hallada en Punta Malarrimo y Bahía Asunción solamente (Pedroche y Silva, en prep.). *Codium setchellii* se distribuye desde Sitka, Alaska, hasta Punta Abreojos, Baja California, pero está ausente en las islas mexicanas (Pedroche y Silva, en prep.).

Codium hubbsii y *C. setchellii* son miembros del grupo *C. adhaerens*, en el cual utrículos hijos se producen por gemación de los utrículos parentales, dando por resultado agrupaciones (familias) fácilmente disgregables por disección, carácter por mucho tiempo empleado para distinguir al subgénero *Tylecodium* (Setchell en Lucas, 1935).



Fig. 6. *Codium picturatum*. Distribución conocida.

En *C. picturatum*, todos los utrículos se desarrollan, aparentemente, a partir de los ápices curvados de filamentos simpodiales, como en las especies erectas y dicotómicamente ramificadas. Sin embargo, la formación utricular en *C. picturatum* es altamente irregular, con la mayoría de los filamentos acortados, algunos al extremo de que un nuevo utrículo nace directamente en el utrículo existente. En esta última situación, un septo, que normalmente se desarrolla en el punto de origen del filamento simpodial, aparece en la base de un nuevo utrículo (Fig. 2). La palizada de utrículos está sostenida por una capa muy delgada de filamentos medulares, los cuales son tortuosos, con frecuencia ramificados cercanamente, y firmemente adheridos al sustrato, haciendo difícil la disección del talo.

El desarrollo de un septo en la base de la mayoría de los utrículos ofrece un parecido superficial con *C. pelliculare* de Sudáfrica (Silva, 1959). Sin embargo, el talo de esta especie es membraniforme y cuando madura es removido facilmente del sustrato. También, la formación de los utrículos es mucho más ordenada que en *C. picturatum*. Desde el punto de vista anatómico, la especie más cercanamente relacionada parece ser *C. giraffa* Silva (1979), a pesar de su hábito erecto. Esta alga, que tiene una distribución similar (Nayarit a Oaxaca), está restringida a situaciones mesomareales con fuerte exposición al oleaje pero también muestra una formación irregular de utrículos, involucrando en su mayoría, filamentos simpodiales reducidos.

Actualmente nos encontramos realizando la monografía del género *Codium* para el Pacífico mexicano y los resultados comparativos de morfología, anatomía, genética molecular y distribución, auxiliados por las técnicas modernas en cladística, podrán brindarnos una idea de las relaciones filogenéticas entre las diversas especies presentes a lo largo del mencionado litoral.

AGRADECIMIENTOS

Francisco F. Pedroche agradece a la Organización de Estados Americanos (OEA) por la ayuda recibida, a través del programa PRA, para la realización del presente estudio. Agradecemos la cooperación de Michael Wynne al proporcionarnos los ejemplares depositados en MICH, a Rafael Riosmena por las muestras procedentes de FBCS, así como a Don Reynolds, curador de LAM. De mucha ayuda fueron los comentarios de Max Chacana y de Gabriela Parra al manuscrito original; agradecemos asimismo el trabajo de Richard L. Moe en la diagnosis latina.

LITERATURA CITADA

Brusca, R. C. y D. A. Thomson. 1975. Pulmo reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. Ciencias Marinas 2: 37-53.

Dawson, E. Y. 1959. Marine algae from the 1958 cruise of the Stella Polaris in the Gulf of California. Los Angeles County Museum Contributions in Science 27. 39 pp.

León, H., D. Fragoso, D. León, C. Candelaria, E. Serviere y J. González González. 1993. Characterization of tidal pool algae in the Mexican tropical Pacific coast. Hydrobiologia 260/261: 197-205.

Lucas, A. H. S. 1935. The marine algae of Lord Howe Island. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 60: 194-232.

Pedroche, F. F. y J. González González. 1981. Lista florística preliminar de las algas marinas de la región sur de la costa de Jalisco, México. Phycologia Latino-Americana 1: 60-71.

Riosmena Rodríguez, R., D. A. Siqueiros Beltrones, O. García de la Rosa y V. Rocha Ramírez. 1992. ("1991"). The extension geographic range of selected seaweeds on the Baja California peninsula. Revista de Investigación Científica 2(2): 13-20.

Schnetter, R. y G. Bula Meyer. 1982. Marine Algen der Pazifikküste von Kolumbien. Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae. Bibliotheca Phycologica 60. 287 pp.

Silva, P. C. 1959. The genus *Codium* (Chlorophyta) in South Africa. Journal of South African Botany 25: 103-165.

Silva, P. C. 1979. *Codium giraffa*, a new marine green alga from tropical Pacific Mexico. Phycologia 18: 265-268.

Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expenditions 12. 528 pp.

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:9-12

UNA NUEVA VARIEDAD DE *MYCOPEPON SMITHII* (ASCOMYCETES, PLEOSPORALES)

Felipe San Martin Gonzalez

Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria
Apartado Postal 175
Cd. Victoria, Tamaulipas

RESUMEN

Se describe la variedad *mexicanum* de *Mycopepon smithii* (Ellis et Everh.) Boise (Ascomycetes, Pleosporales), colectada en el estado de Chiapas, México. El taxon mexicano difiere de la variedad tipo en que presenta pseudotecios y ascosporas más grandes.

ABSTRACT

The variety *mexicanum* of *Mycopepon smithii* (Ellis et Everh.) Boise (Ascomycetes, Pleosporales) collected in the state of Chiapas, Mexico, is described. The Mexican taxon differs from the type variety in having bigger pseudothecia and ascospores.

INTRODUCCION

Boise (1987) describió de la Guyana Francesa al nuevo género *Mycopepon*, para acomodar a *M. guianensis* Boise. Posteriormente, descubrió un epíteto previo del hongo, basado en *Pseudovalsa smithii* Ellis et Everh. (Boise, 1994). El hongo, saprófito y asignable al orden Pleosporales de los Ascomycetes, fue colectado sobre madera descortezada en Monte Galbao, Guyana Francesa y presenta ascocarpos carbonosos superficiales, con 3 o más pseudotecios globosos, confluentes en un cuello común central o excéntrico, que en conjunto dan la apariencia de una calabaza (de ahí la etimología genérica: myco- Gr. = hongo; pepon Gr. = calabaza). Las pseudoparafisas celulares se producen al lado de ascos bitunicados, cilíndrico-clavados, octosporados. Las ascosporas son elipsoides inequilaterales a fusiformes, con extremos agudos, usualmente triseptadas, lisas, de color café.

En 1988, durante un trabajo de campo desarrollado en la Reserva de la Biósfera Montes Azules del Municipio de Ocosingo, Chiapas, el autor colectó un hongo notoriamente similar al descrito por Boise. Al examinar el espécimen se detectaron diferencias con el tipo que ameritan la propuesta de la nueva variedad que aquí se describe.

METODOLOGIA

La colecta se hizo sobre madera muerta usando navaja. El material se secó al aire y se guardó en bolsas de plástico junto con una etiqueta con los siguientes datos: localidad, fecha, substrato, tipo de vegetación, colector y su número.

Para identificar el hongo a nivel de especie, se anotaron los siguientes rasgos macroscópicos: forma, dimensiones y color de los ascocarpos y substrato. Con el propósito de estudiar las características microscópicas de los ascocarpos, se tomaron ascos y ascosporas del himenio removiendo la parte superior del ascoma con una navaja, se colocó una gota de agua destilada estéril en la cavidad y se extrajo el material hidratado con una aguja de disección. El contenido himenial se montó en agua destilada estéril y se examinó al microscopio de campo claro o en contraste diferencial de interferencias. Para observar la condición amiloide o inamiloide de los ápices ascales se empleó el reactivo de Melzer. Los siguientes caracteres fueron registrados para 20 ascos: forma y longitud total (incluyendo los pedicelos), disposición y número de ascosporas, presencia o ausencia de endotúnica y grado de tinción de los ápices ascales.

Se analizaron 20 ascosporas de cada ascocarpo registrándose en hojas de datos su forma, color, presencia o ausencia de apéndices, número de septos y sus dimensiones. Los datos se compararon con la descripción provista por Boise (1987).

RESULTADOS

Al comparar los datos obtenidos del material mexicano con la descripción de Boise, se detectaron diferencias marcadas en el tamaño de los pseudotecios y ascosporas. Los caracteres del espécimen mexicano se describen abajo.

Mycopepon smithii Ellis et Everh. (Boise) var. **mexicanum** var. nov. Fig. 1. Variedad típica en Mycotaxon 52: 303. 1994.

A varietate typica specie differt ascomatibus majoribus 0.7-1.2 mm diam et ascosporis (58-)60-84(-95) x 14-16.5(-18.5) micras.

Ascomas sésiles, solitarios, gregarios o fusionados, superficiales o errumpentes a través de fisuras de la madera, de 0.7-1.2 mm de diámetro; con 2-6 lóculos globosos, confluentes, que desembocan en un cuello común central o lateral, de hasta 1 mm de altura, con un poro apical. Textura carbonosa. Superficie lisa, exceptuando la parte apical del cuello de algunos ascomas que presentan un crecimiento algo hirsuto (¿parásito?) de color café ferruginoso, que consiste en cerdas septadas con la base inflada. Exterior negro, interior blanquecino-ceroso. Pseudoparafisas celulares, simples o ramificadas di o tricotómicamente. **Ascos** cilíndricos, bitunicados, anchos, con ocho ascosporas en un arreglo biseriado, inamiloides, sin poro apical, 194-246 micras de longitud total x 25-32 micras de ancho, 170-210 micras en la parte esprígena. **Ascosporas** elipsoides inequilaterales a naviculares, cafés a cafés obscuras, usualmente triseptadas, raramente biseptadas, algo constreñidas al centro, (58-)60-84(-95) micras de largo x 14-16.5(-18.5) micras de ancho, con extremos agudos y a veces constreñidos.

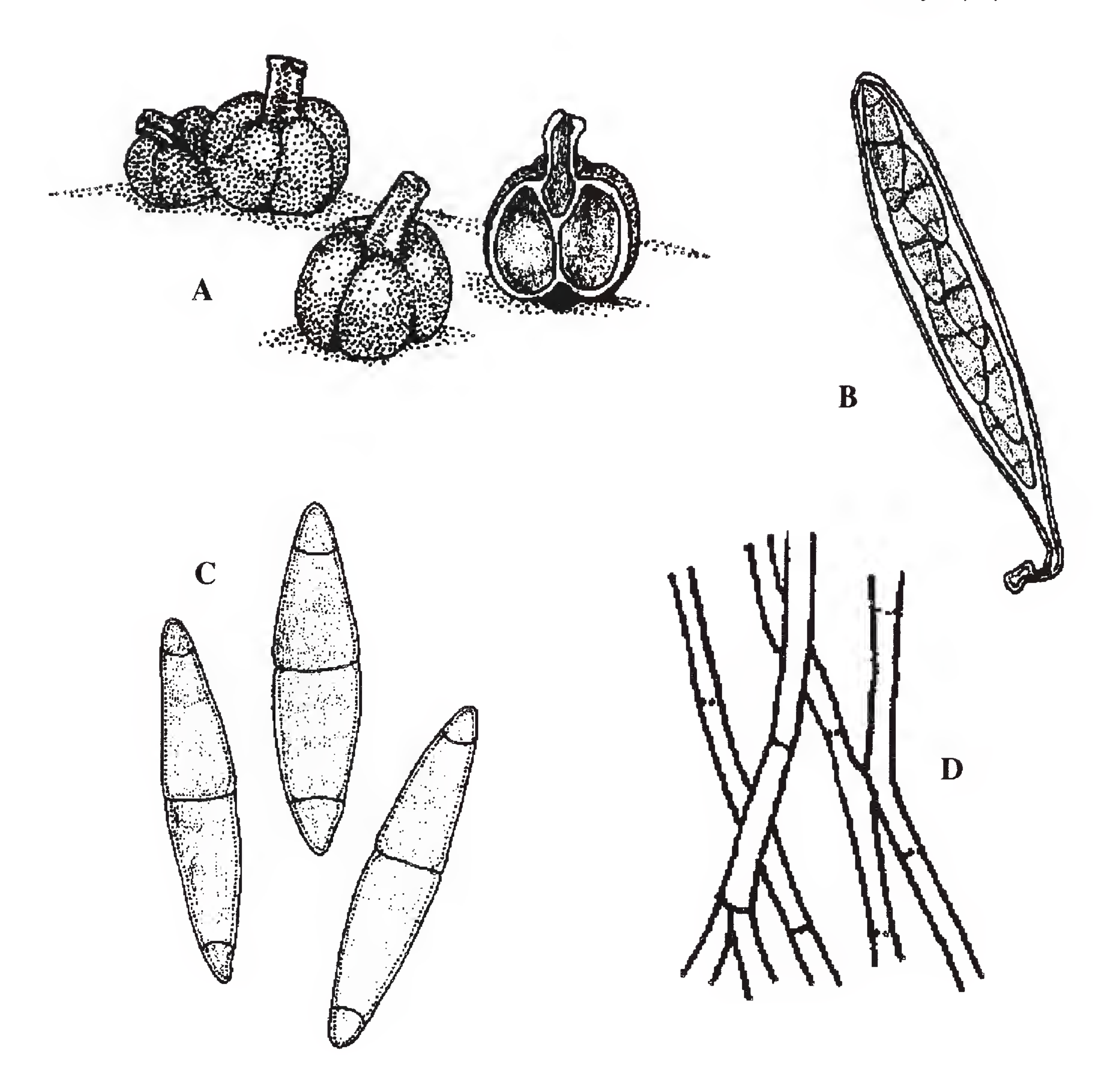


Fig. 1. *Mycopepon smithii* var. *mexicanum*. A. Ascomas, 1 cm = 0.7 mm; B. Asco bitunicado octosporado, 1 cm = 36 µm; C. Ascosporas triseptadas, 1 cm = 17.5 µm; D. Pseudoparafisas celulares, 1 mm = 0.7 µm.

Holotipo: México, estado de Chiapas, municipio de Ocosingo, Reserva de la Biosfera Montes Azules, sobre madera descortezada en una selva alta perennifolia, 28.V.1988, *San Martín 869B*, (ITCV).

La variedad *mexicanum* difiere de la típica en que presenta pseudotecios más grandes i.e. 0.7-1.2 mm de diámetro vs 0.5 mm de diámetro, y ascosporas mayores i.e. (58-)60-84(-95) micras de largo x 14-16.5(-18.5) micras de ancho vs 30-65 micras de largo x 6-16 micras de ancho.

La presencia de *Mycopepon* de ascos bitunicados entre pseudoparafisas, claramente lo ubica dentro del orden Pleosporales de los Loculoascomycetes *sensu* Barr (1979) o de los Dothideales *sensu* Arx y Müller (1975). Según Boise (1987), el hongo no puede ser asignado ahora a ninguna familia dados los constantes cambios taxonómicos dentro de Pleosporales. Eriksson y Hawksworth (1987) consideran que el género puede colocarse tentativamente en Melanommataceae de los Ascomycetes bitunicados.

AGRADECIMIENTOS

El autor patentiza su agradecimiento al Biólogo Jorge Ayala Guajardo, por su gentileza y ayuda durante el trabajo de campo en Chiapas. Asimismo, al Dr. Jack D. Rogers, por fungir como árbitro al revisar el escrito y llamar nuestra atención sobre el artículo de 1994 de Jean Boise.

LITERATURA CITADA

Arx, J. A. von y E. Müller. 1975. A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to families and genera. Stud. Mycol. 9: 1-159.

Barr, M. E. 1979. A classification of Loculoascomycetes. Mycologia 71: 935-957.

Boise, J. R. 1987. *Mycopepon*, a new ascomycete genus. Systema Ascomycetum 6: 167-170.

Boise, J. R. 1994. *Pseudovalsa smithii* is an earlier name for *Mycopepon guianensis*. Mycotaxon 52: 303.

Eriksson, O. y D. L. Hawksworth. 1987. Notes on ascomycete systematics. Systema Ascomycetum 6: 111-165.

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:13-24

NUEVA LOCALIDAD Y CARACTERISTICAS DE LA POBLACION DE *ACER SKUTCHII* REHDER EN LA SIERRA DE MANANTLAN, JALISCO, MEXICO

Enrique J. Jardel Pelaez
Ramon Cuevas Guzman
Ana Luisa Santiago P.
M. Elizabeth Muñoz M.
Jose Aragon David

Instituto Manantlán de Ecología y Conservación
de la Biodiversidad (IMECBIO)
Universidad de Guadalajara
Apdo. Postal 1-3933
44100 Guadalajara, Jalisco, México

RESUMEN

Se da a conocer una nueva localidad de *Acer skutchii* Rehder para México, dentro del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco, proporcionando información sobre la estructura de la población y las especies arbóreas asociadas.

ABSTRACT

A new locality of *Acer skutchii* Rehder was registered in the cloud forest of the Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. This study provides a description of its population structure and floristic associates.

INTRODUCCION

Acer skutchii Rehder es una especie arbórea que forma parte del bosque mesófilo de montaña y bosques de galería en Guatemala (Rehder, 1936) y en México (Rzedowski, 1978; Murray, 1980a), en donde ha sido registrada para Coahuila (Muller, 1947), Tamaulipas (Miranda y Sharp, 1950; Hernández X. et al., 1951; Puig et al., 1987) y Chiapas (Murray, 1980b). En este trabajo damos a conocer una localidad adicional en Jalisco (Fig. 1), presentando datos sobre las características de la población de esta especie. *A. skutchii* fue encontrada en la porción centro-oeste de la Sierra de Manantlán, durante la realización de estudios sobre la estructura y diversidad florística de la vegetación (Muñoz, 1992; Santiago, 1992).

AREA DE ESTUDIO

La Sierra de Manantlán forma parte de la Sierra Madre del Sur y se ubica en los límites de Jalisco y Colima, a aproximadamente 50 km de la línea de la costa (Fig. 1).

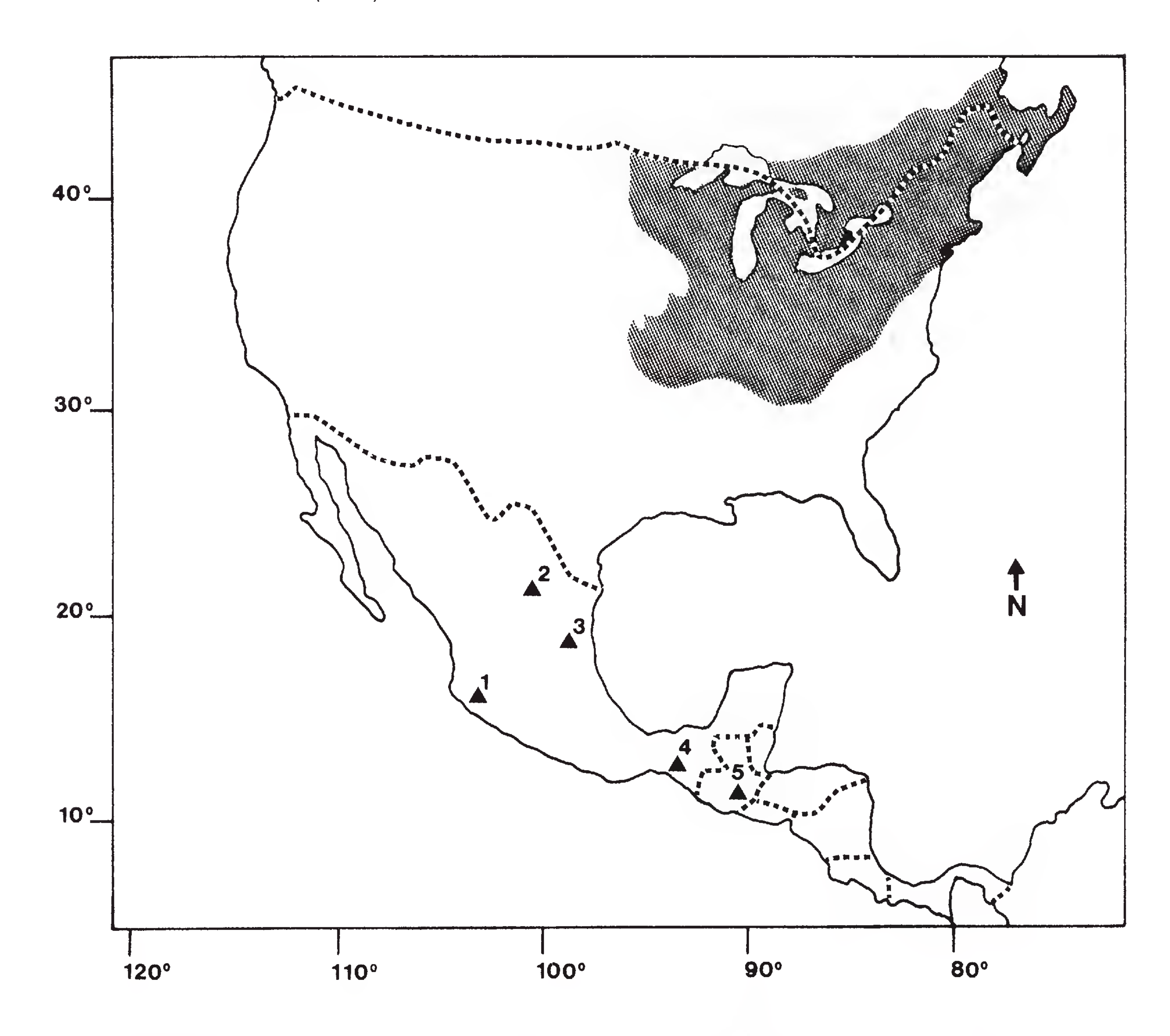


Fig. 1. Distribución conocida de *Acer skutchii* Rehder. 1, Sierra de Manantlán, Jalisco; 2, Sierra de Parras, Coahuila; 3, El Cielo, Tamaulipas; 4, Tenejapa, Chiapas; 5, Nebaj, El Quiché, Guatemala. En punteado: distribución geográfica de *A. saccharum* en Estados Unidos y Canadá.

Con una topografía abrupta, una amplitud altitudinal de los 400 a los 2860 m s.n.m., y variadas condiciones geomorfológicas y edáficas, este macizo montañoso presenta una alta diversidad florística y ha sido protegido como reserva de la biosfera (Jardel, 1992; Vázquez et al., 1995).

La localidad donde se encuentra *A. skutchii* (Fig. 2) corresponde a los márgenes del arroyo La Moza, tributario del arroyo Corralitos que forma parte de la cuenca del río Ayuquila. Se ubica en terrenos del Ejido de Ahuacapán, Municipio de Autlán, Jalisco, a los 19°36' N y 104°18' O, a 1850 m de altitud, entre la localidad de Corralitos y la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), a 3.5 km de distancia de ésta por camino de terracería. La vegetación del área corresponde a bosque mesófilo de montaña, rodeado de bosque de

pino y pino-encino. La temperatura media anual es de 16 °C y la precipitación pluvial anual de 1700 mm, según registros de la estación meteorológica de la Estación Científica Las Joyas.

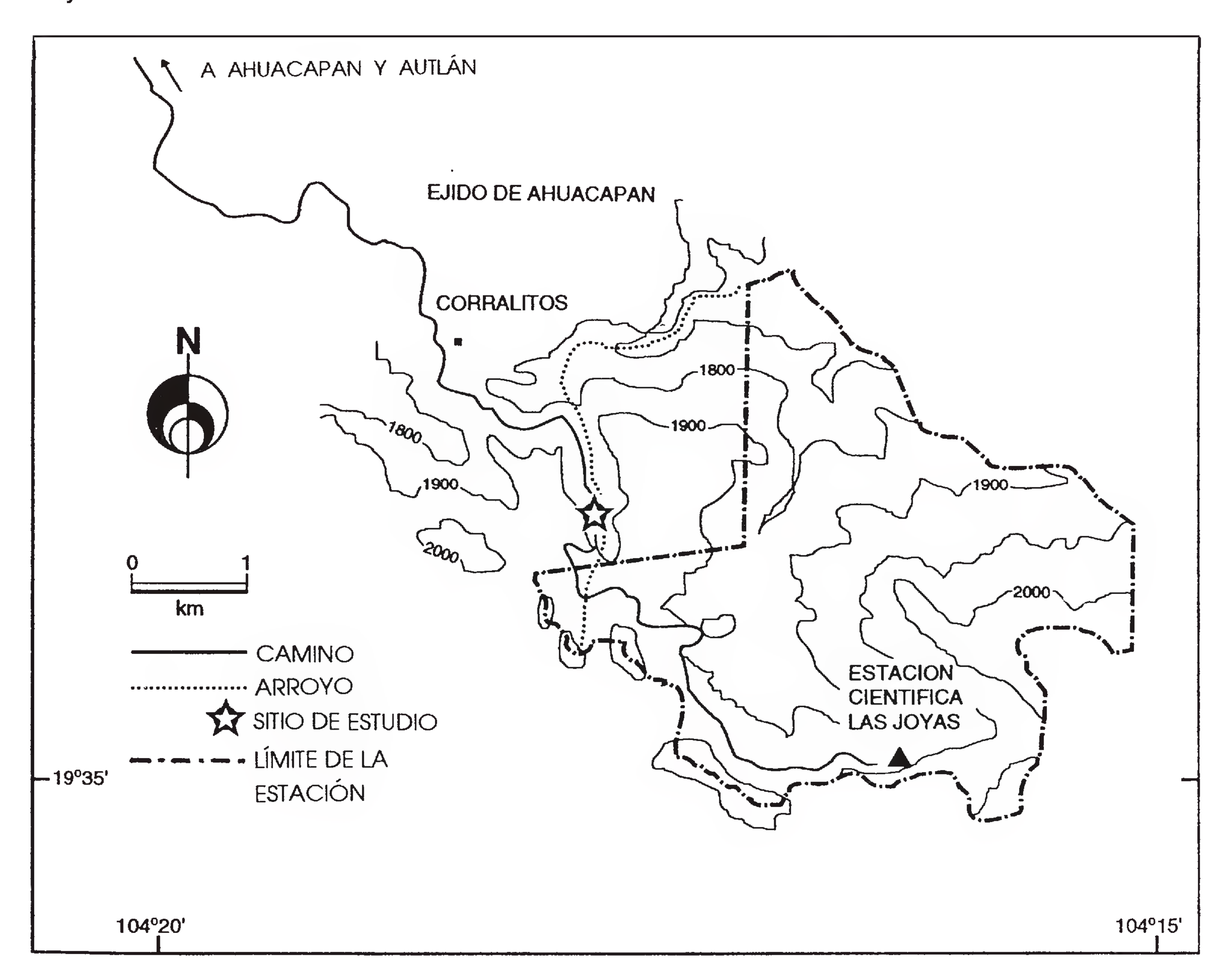


Fig. 2. Localización del área de estudio en la Sierra de Manantlán.

METODOS

Se colectaron ejemplares botánicos en los meses de marzo, abril, junio, agosto y noviembre de 1991 y abril de 1992; la identificación del material se realizó mediante la consulta de revisiones taxonómicas, monografías y ejemplares depositados en el Herbario Nacional. Los especímenes de respaldo se encuentran en el Herbario ZEA del Instituto Manantlán de Ecología, Universidad de Guadalajara.

Para la descripción de la especie se revisaron los siguientes ejemplares: MEXICO: Jalisco, Sierra de Manantlán, 2 km al NE de El Zarzamoro (Cañada de La Moza) camino a Ahuacapán, Municipio de Autlán, altitud 1850 m, 30.III.1991 (hojas), *Jardel, Muñoz y*

A.L. Santiago 195, *196* (ZEA); 8.VII.1991 (hojas y frutos) *Cuevas y Jardel 4157*, *4158* (ZEA); 4.VIII.1991 (hojas y frutos), *Jardel*, *Muñoz* y *Santiago 321*, *322*, *323* (ZEA); XI.1991 (flores), *Jardel*, *Muñoz* y *Santiago 324* (ZEA); 4.IV.1992 (hojas y frutos) *Jardel*, *Muñoz* y *Santiago 325*, *326*, *327* (ZEA); 12.VIII.1991, *Iltis 30652* (ZEA).

Se recorrió el rodal de bosque mesófilo de montaña que cubre los márgenes del arroyo La Moza, localizándose todos los árboles de *A. skutchii* presentes, a los cuales se les midió el diámetro a 1.30 m de altura (d.a.p.) y se tomó la distancia del árbol conespecífico más cercano para hacer una estimación de la densidad (Cottam y Curtis, 1956).

Para complementar la descripción de la estructura de la población de *A. skutchii* y de las especies asociadas, se utilizaron los datos de una parcela permanente de investigación de 0.1 ha de extensión, establecida para un estudio sobre la estructura del bosque mesófilo de montaña (Santiago y Jardel, 1993). La parcela tiene forma de rectángulo (20 x 50 m) y está ubicada en la parte central del rodal, paralela al arroyo. Todos los árboles con d.a.p. mayor a 5 cm en el sitio fueron identificados a nivel de especie (basándose en Vázquez et al., 1995) y se les midió el d.a.p. con cinta diamétrica y la altura con clinómetro. Los límites se marcaron con estacas de aluminio y los árboles con etiquetas, del mismo metal.

Al establecer la parcela (marzo 1991) se registró la presencia de plántulas de especies arbóreas (individuos menores a 1.3 m de altura) de bosque mesófilo. Con la finalidad de eliminar el pastoreo de ganado, se delimitó una área de exclusión de aproximadamente 1 ha de extensión (marzo 1993), donde se localiza la población de *A. skutchii*. Un año después de haber cercado el área de estudio, se realizó la remedición de la parcela permanente, la cual se subdividió en 10 cuadros de 100 m^2, dentro de cada uno de éstos se establecieron sistemáticamente 15 cuadros de 4 m^2 (2 x 2 m), en los cuales se contaron las plántulas de *A. skutchii* y de otras especies arbóreas. La identificación de las plántulas se hizo tomando como referencia los especímenes de respaldo utilizados en estudios previos sobre regeneración de bosque mesófilo (Saldaña y Jardel, 1991; Ortíz-Arrona, 1993), depositados en el Herbario ZEA de la Universidad de Guadalajara.

RESULTADOS

a) Descripción de los individuos

Arbol de 20-40 m de altura, monoico; troncos de 40-90 cm de diámetro; fuste ramificado en la mitad superior; corteza fisurada y blanquecina; ramillas castaño-rojizas, glabras, con lenticelas alargadas prominentes; yemas ovoideo-cónicas, de 2-4 mm de largo y 1-2 mm de ancho, glabras a pubescentes, con los márgenes de las brácteas comúnmente ciliados, de color castaño-rojizo; hojas con pecíolos cilíndricos de 3-10 (12) cm de largo, con la base engrosada y más oscura que el resto, adaxialmente acanalados, glabros, amarillentos, con menos frecuencia castaño-rojizos; lámina membranosa, orbicular en contorno general, pentalobulada a trilobada, de (6) 9-18 cm de diámetro, ápices de los lóbulos acuminados, base cordada, margen doblemente lobado, haz verde (amarillento) claro, glabro, envés comúnmente glauco, en algunas ocasiones verde-amarillento,

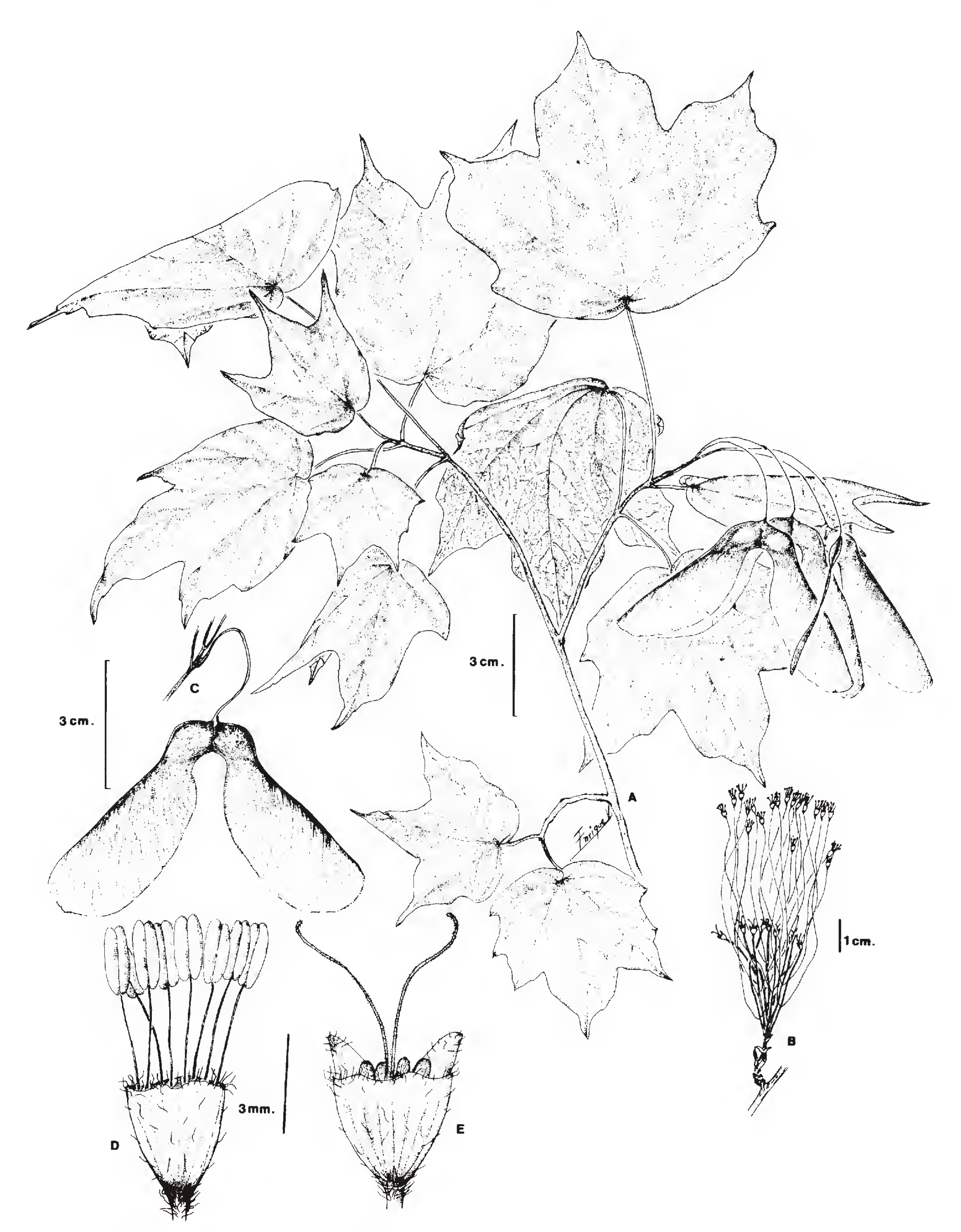


Fig. 3. *Acer skutchii.* A. Rama con frutos; B. Inflorescencia; C. Fruto; D. Flor estaminada; E. Flor pistilada. (A y C, hechos con base en *Cuevas* y *Jardel*, *4157*; B, D y E con base en *Jardel*, *Muñoz* y *Santiago*, *324*).

tomentoso a glabrescente, con el tomento concentrado en el nervio medio y los nervios primarios; inflorescencia en forma de corimbo cortamente pedunculado, los pedúnculos hasta de 8 mm de largo, con 20-50 flores colgantes, con flores estaminadas y pistiladas, en mayor abundancia las primeras; flores estaminadas apétalas, en pedicelos de 2.4 a 5 cm de largo, blanco-vilosos a glabros, castaño-rojizos, cáliz campanulado, de 2-3 mm de largo, con el margen dentado y ciliado, los dientes agudos a obtusos, esparcidamente vilosos, verde-amarillentos, estambres 6-8 por flor, excediendo al cáliz, anteras basifijas, de dehiscencia longitudinal, glabras y amarillas; flores pistiladas apétalas, en pedicelos tan largos como los de las flores estaminadas, pero levemente más gruesos, vilosos, cáliz de 2-3 mm de largo, de margen dentado y ciliado, densa a esparcidamente viloso, estaminodios 6-8 por flor, ovario bilocular y bilobado, de 1-2 mm de largo por 1-2 mm de ancho, densamente viloso, estilo bifurcado, sus ramas excediendo 2-4 veces la longitud del cáliz (Fig. 3); infrutescencias en racimos cortos; los samaridios con alas en su mayoría divergentes, de 25-55 mm de largo y 7-21 mm de ancho, cartáceas, con venación reticulada, engrosadas en su parte superior, glabras, el margen levemente ondulado, ápice redondeado, amarillas a rojizas, mericarpos irregularmente ovoides, de 8-16 mm de largo y 6-10 mm de ancho, comúnmente glabros, en ocasiones esparcidamente vilosos, amarillos a rojizos; semillas 2 por lóculo, ovoide-cónicas, de 1.5-2 mm de largo, 0.75-1 mm de ancho, glabras, de color castaño oscuro (Fig. 3).

La caída de las hojas ocurre durante los meses de octubre y parte de noviembre, apareciendo las flores con las nuevas hojas de finales de noviembre a diciembre. La fructificación se presenta durante los meses de marzo y abril.

b) Especies asociadas y estructura del rodal

El rodal donde se encuentra *A. skutchii* está compuesto por *Quercus salicifolia* Née, *Magnolia iltisiana* Vázquez, *Tilia mexicana* Schlecht., *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch, *Cornus disciflora* DC., *Symplococarpon purpusii* (Brandegee) Kobuski, *Zinowiewia concinna* Lundell, *Carpinus tropicalis* Furlow, *Meliosma dentata* (Liebm.) Urban, *Clethra* sp., *Symplocos citrea* Lex., *Fraxinus uhdei* (Wenzig) Lingelsh., *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. & Planch., *Clusia salvinii* Donn., *Conostegia volcanalis* Standl. & Steyer., *Synardisia venosa* (Mast.) Lundell, *Saurauia serrata* DC. y *Perrottetia longistylis* Rose. En el sotobosque son comunes *Parathesis villosa* Lundell, *Solanum brachystachys* Dunal y *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. var. *pacifica* McVaugh y en algunos sitios *Eugenia culminicola* McVaugh . El rodal está circundado por bosque de *Pinus douglasiana* Martínez, con *Quercus candicans* Née y *Arbutus xalapensis* H.B.K.

En la parcela permanente, las especies con mayores valores en área basal son *Magnolia iltisiana*, *Quercus salicifolia*, *Ostrya virginiana* y *Acer skutchii*. En conjunto constituyen 39% del número de árboles y 58% del área basal; *A. skutchii* representa 11% del número de árboles y 12% del área basal (Cuadro 1).

La altura media del dosel es de 26.2 ± 4.8 m, siendo las especies que dominan el estrato superior *Q. salicifolia*, *M. iltisiana*, y el propio *A. skutchii*, que presenta alturas entre 17 y 40.5 m (Fig. 4).

La estructura diamétrica del arbolado en la parcela permanente, considerando a todos los tallos, presenta una distribución de tipo normal sesgada hacia la izquierda, con la mayor parte de los árboles en las categorías entre 15 y 35 cm (Fig. 5).

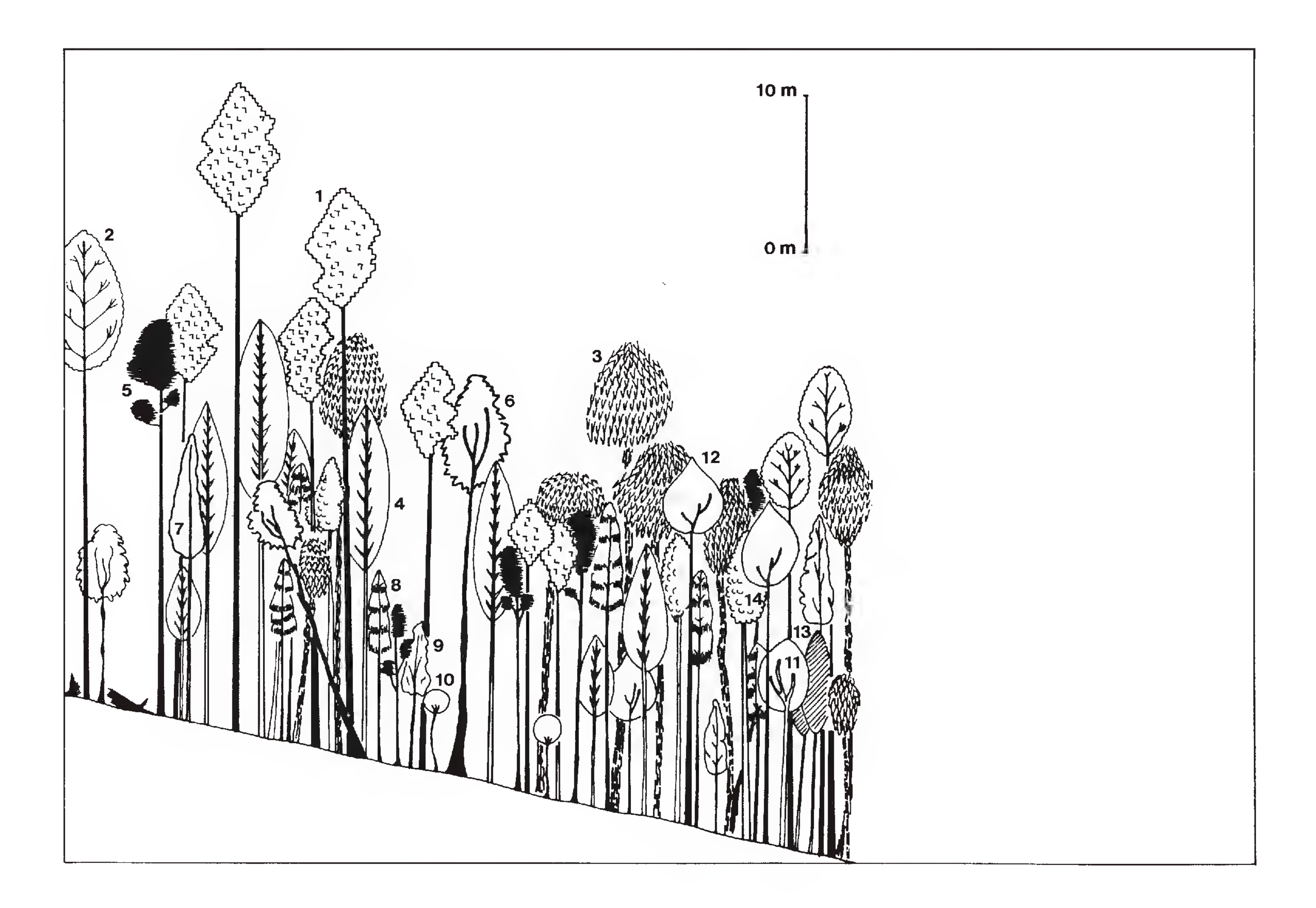


Fig. 4. Perfil de la vegetación de la parcela permanente de investigación del arroyo La Moza. 1) *Acer skutchii*, 2) *Quercus salicifolia*, 3) *Magnolia iltisiana*, 4) *Symplococarpon purpusii*, 5) *Zinowiewia concinna*, 6) *Ostrya virginiana*, 7) *Clethra* sp., 8) *Dendropanax arboreus*, 9) *Carpinus tropicalis*, 10) *Cinnamomum pachypodum*, 11) *Persea hintonii*, 12) *Tilia mexicana*, 13) *Symplocos citrea*, 14) *Cornus disciflora*.

c) Estructura de la población y regeneración

En el censo efectuado se localizaron 26 tallos, que constituyen la población de *A. skutchii* en el área de estudio. La densidad estimada fue de 38 ± 5 árboles/ha . El diámetro

medio fue de 38.4 ± 14.5 cm, y en la estructura de clases diamétricas se observa una forma tendiente a una distribución normal. Los individuos pequeños (menores a 15 cm de d.a.p.) son escasos (Fig. 6).

Cuadro 1. Estructura y composición de especies de arroyo La Moza.

ESPECIE	Abundancia		Area Basal	
	(N)	(%)	(m^2/0.1ha)	(%)
Magnolia iltisiana	10	16.1	1.13	17.0
Symplococarpon purpusii	8	12.9	0.39	5.9
Dendropanax arboreus	8	12.9	0.41	6.2
Acer skutchii	7	11.3	0.80	12.1
Zinowiewia concinna	6	9.7	0.51	7.7
Ostrya virginiana	4	6.5	0.90	13.6
Quercus salicifolia	3	4.8	0.97	14.6
Cornus disciflora	3	4.8	0.50	7.5
Tilia mexicana	3	4.8	0.36	6.1
Carpinus tropicalis	3	4.8	0.14	2.4
Symplocos prionophylla	3	4.8	0.12	1.8
Cinnamomum pachypodum	2	3.2	0.18	2.7
Clethra sp.	1	1.6	0.11	1.6
Persea hintonii	1	1.6	0.11	1.6
TOTALES	62	100.0	6.63	100.0

Las observaciones sobre la regeneración de especies arbóreas al establecer la parcela permanente, indicaron una baja frecuencia de plántulas, la cual se atribuyó a la influencia del ganado, que es abundante en el área (Santiago, 1992). El conteo de individuos del renuevo en la parcela, realizado un año después de excluir el pastoreo mediante el cercado del área, dio como resultado una densidad media de 1500 ± 286 plántulas/0.1 ha para el conjunto de especies arbóreas, de donde *A. skutchii* representa 28%, con 415 ± 150 plántulas/0.1 ha.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La presencia de *A. skutchii* en la Sierra de Manantlán es interesante desde el punto de vista biogeográfico, considerando las interpretaciones que se han hecho sobre el origen del bosque mesófilo de montaña y la distribución disyunta de especies y géneros comunes entre ese tipo de vegetación y los bosques deciduos de Estados Unidos y Canadá (Miranda y Sharp, 1950; Martin y Harrell, 1957; Rzedowski, 1978). *Acer* aparece en la Sierra de Manantlán asociado con géneros característicos del bosque mesófilo de montaña como *Magnolia*, *Quercus*, *Tilia*, *Meliosma* y *Dendropanax*, presentes en la flora Arcto-Terciaria (Sharp, 1951; Graham 1972, 1976; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Greller y Rachele, 1983).

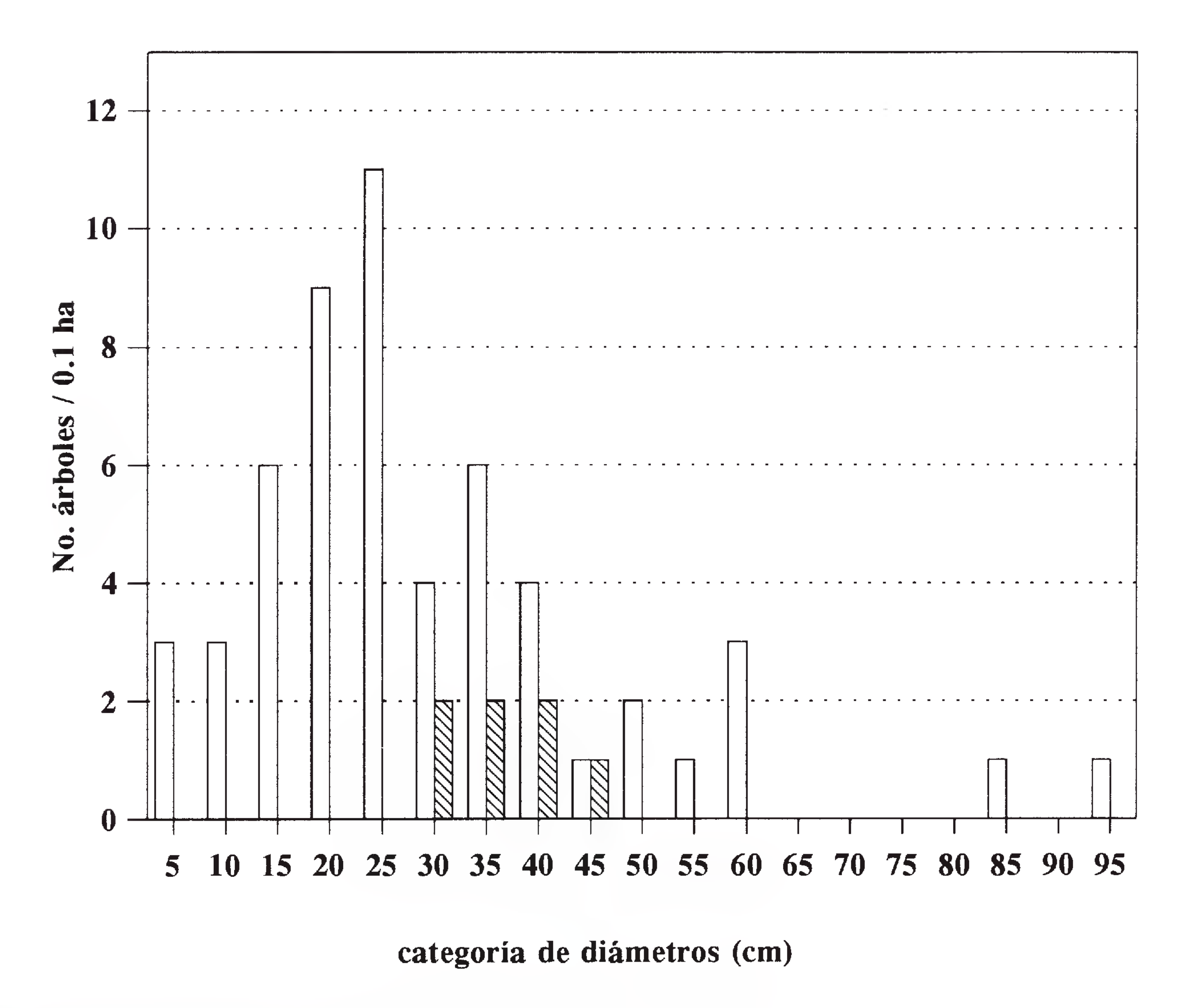


Fig. 5. Estructura de diámetros del estrato arbóreo en la parcela permanente de investigación del arroyo La Moza; en azurado la población de *Acer skutchii.*

La distribución geográfica conocida de *A. skutchii* registra la existencia de poblaciones muy aisladas en bosque mesófilo de montaña. La especie más cercana taxonómicamente, *A. saccharum*, de la cual Murray (1980b) considera a *A. skutchii* como subespecie, se encuentra en los bosques deciduos de Norteamérica (Fig. 1).

Esta distribución puede explicarse como el resultado de eventos de vicarianza, que dieron lugar a la fragmentación de un tipo de vegetación análogo al actual bosque mesófilo de montaña, que estuvo más ampliamente extendido en el Terciario (Axelrod, 1975; Graham, 1976; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Wolfe y Tanai, 1987). Esos bosques sufrieron una reducción en su extensión debido a cambios geomorfológicos y climáticos durante el Plioceno y Pleistoceno (Toledo, 1982; Gentry, 1982), a lo cual posteriormente se sumó la influencia antrópica en los últimos 6000 años. En consecuencia, los individuos actuales de *A. skutchii* pueden considerarse hipotéticamente como reliquias de una población más ampliamente distribuida en el pasado.

La condición de poblaciones aisladas y relictuales que se presenta en varias especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña, tiene implicaciones importantes para su conservación. En la Sierra de Manantlán este tipo de vegetación aparece fragmentado, con una marcada heterogeneidad en su composición florística y con especies represen-

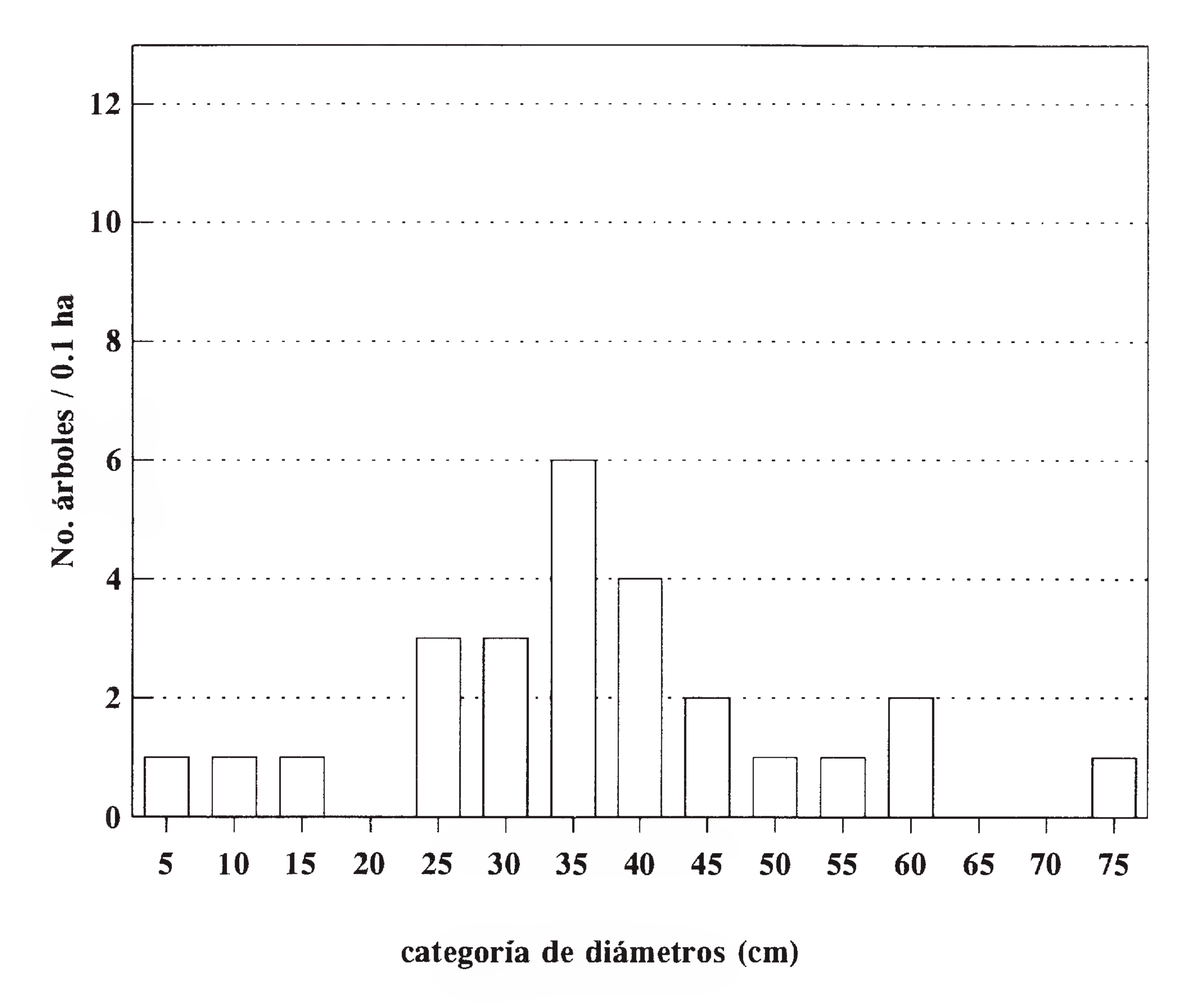


Fig. 6. Estructura de diámetros de la población de *A. skutchii*; datos del censo del rodal del arroyo La Moza.

tadas por pocos individuos (Muñoz, 1992; Santiago, 1992), lo cual constituye un riesgo para la extinción local de las mismas (Jardel et al., 1993).

La estructura de diámetros de *A. skutchii* del arroyo La Moza es característica de poblaciones coetáneas, establecidas en una sola etapa de regeneración después de una perturbación que generó condiciones favorables, y en la cual no hay reclutamiento de individuos pequeños, debido a la competencia por recursos, como la luz, o en función de algún factor de mortalidad, como la herbivoría (Lorimer, 1980; Oliver y Larson, 1990).

Considerando que *Acer saccharum* y otras especies de este género son tolerantes a la sombra, resisten varios años de supresión y muestran buena respuesta a las cortas de liberación (Bormann et al., 1970; Burns y Honkala, 1990), suponemos que el escaso número de árboles en las categorías diamétricas inferiores y la falta de individuos en el renuevo no se deben a la competencia por luz, sino que ha sido consecuencia del pastoreo de ganado al cual ha estado sujeta el área. Esta suposición se reafirma con los resultados del muestreo de plántulas después de un año de haber establecido el área de exclusión. Se observa un establecimiento relativamente abundante de nuevos individuos de *A. skutchii*, si comparamos con la densidad obtenida en otros estudios sobre la regeneración natural del bosque en el área de estudio (Saldaña y Jardel, 1991). Al contrastar la estructura

diamétrica de la población de *A. skutchii* en uno de los sitios de muestreo en El Cielo, Tamaulipas (Puig et al., 1987), con la aquí estudiada, observamos como diferencia entre éstas, que en la primera se presenta una curva en forma de "J" invertida; esto puede indicar reclutamiento de individuos a las categorías de diamétricas inferiores, en un área que ha estado libre de pastoreo por varios años.

El área del arroyo La Moza ha estado sujeta a pastoreo de ganado, explotación maderera e incendios forestales, al igual que las áreas aledañas como Las Joyas (Jardel, 1991). Los pobladores de Ahuacapán, que conocen a *A. skutchii* como "algodoncillo", por la forma de sus hojas similar a las del algodón, señalan que esta especie ha sido siempre poco común y que ocasionalmente fue explotada con fines maderables. La población de *A. skutchii* en el área de estudio puede considerarse en peligro de extinción, si bien se han tomado medidas para protegerla. El otra área donde esta especie está protegida, es la Reserva de la Biosfera El Cielo, y no existen datos sobre el estado de sus poblaciones en las demás localidades conocidas.

La conservación de la diversidad florística del bosque mesófilo de montaña requiere de la consideración del estado que guardan las poblaciones de especies como *A. skutchii* y de un mayor entendimiento de sus interacciones y requerimientos ecológicos.

AGRADECIMIENTOS

Hugh H. Iltis y Bruce F. Benz revisaron el manuscrito e hicieron importantes observaciones y comentarios. Antonio Vázquez proporcionó literatura referente al género *Acer* y Patricia Dávila facilitó la consulta del material disponible en el Herbario Nacional (MEXU). Enrique Valente Sánchez elaboró la ilustración de la planta, Silvia Dalli y Saulo Cortés realizaron los mapas y figuras. A todos ellos les agradecemos su colaboración.

LITERATURA CITADA

Anónimo. 1978. Plant red data book. UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). Unwin Brothers. Gland, Suiza. 540 pp.

Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 280-334.

Bormann, F. H., T. G. Siccama, G. E. Likens y R. H. Whittaker. 1970. The Hubbard Brook ecosystem study: composition and dynamics of the tree stratum. Ecol. Monogr. 40: 373-395.

Burns, R. M. y B. H. Honkala (eds.) 1990. Silvics of North America. Hardwoods. U.S.D.A. Forest Service. Agriculture Handbook. Washington, DC. Vol. 2. 654 pp.

Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology 37: 451-460.

Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 557-593.

Graham, A. 1972. Some aspects of Tertiary vegetational history about the Caribbean Basin. Mem. Symp. I Congreso Latinoamericano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México, D.F. pp. 97-117.

Graham, A. 1976. Studies in Neotropical paleobotany II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 787-842.

Greller, A. M. y L. D. Rachele. 1983. Climatic limits of exotic genera in the Legler palynoflora, Miocene, New Jersey, U.S.A. Rev. Paleobotany and Palynology 40: 149-163.

Hernández X., E., H. Crum, W. B. Fox y A. J. Sharp. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. Bull. Torrey Bot. Club 78(6): 458-463.
Jardel, E. J. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. Tiempos de Ciencia 22: 9-26.
Jardel, E. J. (coord.). 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Editorial Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 315 pp.
Jardel, E. J., A. L. Santiago y M. E. Muñoz M. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tiempos de Ciencia 30: 20-28.
Lorimer, C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. Ecology 61(5): 1169-1184.
Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. Ecology 38(3): 468-480.
Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. Ecology 31(3): 313-333.
Muller, C. H. 1947. Vegetation and climate in Coahuila, Mexico. Madroño 9: 33-57.
Muñoz M., M. E. 1992. Distribución y diversidad de especies arbóreas en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 102 pp.
Murray, A. E., Jr. 1980a. Guatemalan maples. Kalmia 10: 3-4.
Murray, A. E., Jr. 1980b. Mexican maples (arces mexicanos). Kalmia 10: 5-8.
Oliver, C. D. y B. C. Larson. 1990. Forest stand dynamics. McGraw Hill. Nueva York. 467 pp.
Ortíz-Arrona, C. I. 1993. Banco de semillas en el suelo del bosque mesófilo de montaña en la estación Científica Las Joyas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 90 pp.
Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. In: Puig, H. y R. Bracho (eds.). El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología. México D.F. pp. 55-80.
Rehder, A. 1936. A new species of *Acer* from Guatemala. Jour. Arnold Arbor. 17: 350-351.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. 432 pp.
Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunea*) *mexicana* en la región de La Chinantla, Oaxaca, México, una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Méx. 36: 93-123.
Saldaña A., A. y E. J. Jardel. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán. México: estudios preliminares. Biotam 3(3): 36-50.
Santiago P., A. L. 1992. Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 118 pp.
Santiago P., A. L. y E. J. Jardel P. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. Biotam 5(2): 13-26.
Sharp, A. J. 1951. The relation of the Eocene Wilcox flora to some modern floras. Evolution 5(1): 1-5.
Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance, G. T. (ed.) Biological diversification in the tropics. Columbia University Press. Nueva York. pp. 93-111.
Vázquez-G., J. A. 1994. *Magnolia* (Magnoliaceae) in Mexico and Central America: a synopsis. Brittonia 46(1): 1-23.
Vázquez, J. A., R. Cuevas, T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. Santana y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. Plantas vasculares de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán Jalisco-Colima, México. Sida. Botanical Miscellany No. 13. Botanical Research Institute of Texas, Inc. Fort Worth, TX. 315 pp.
Wolfe, J. A. y T. Tanai. 1987. Systematics, phylogeny, and distribution of *Acer* (maples) in the Cenozoic of western North America. Jour. Fac. Sci. Hokkaido University 22(1): 1-246.

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:25-44

ANALISIS PRELIMINAR DE LA FLORA VASCULAR DE LOS BOSQUES MESOFILOS DE MONTAÑA DE MEXICO[1]

Jerzy Rzedowski

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán

RESUMEN

Se presenta una lista preliminar de 650 géneros de plantas vasculares que contienen al menos una especie ligada en forma exclusiva o preferencial con el bosque mesófilo de montaña de México. Del análisis de tal inventario se desprende que:

a) En esta comunidad vegetal la forma biológica mejor representada corresponde a las epífitas y la familia numéricamente prevaleciente es la de las Orchidaceae, que supera más de dos veces a Compositae y cerca de cuatro veces a Leguminosae.

b) 13 familias de la flora vascular de México (Brunelliaceae, Chloranthaceae, Cunoniaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Nyssaceae, Podocarpaceae, Proteaceae, Sabiaceae, Schisandraceae, Tovariaceae, Tropaeolaceae y Winteraceae) son exclusivas o casi exclusivas de este tipo de vegetación y la mayoría de los componentes de otras 33 entidades del mismo nivel prospera preferente o mayoritariamente en el bosque mesófilo de montaña.

c) A nivel de géneros predominan ampliamente los de afinidad geográfica meridional sobre los boreales; solamente 2% restringe su distribución a los límites del país, aunque ese porcentaje se eleva a 12 si se toma como referencia a México y Centroamérica.

d) El registro fósil indica que el bosque mesófilo de montaña existe en México desde el Terciario y en tal contexto se postula que este tipo de vegetación evolucionó integrando elementos de afinidades ecológicas apropiadas de la antigua flora del sur de Laurasia, de la flora llegada de Sudamérica y de la flora originada en México y Centroamérica, sin menoscabo de la muy probable incorporación de algunas plantas provenientes de otros tipos de vegetación.

ABSTRACT

The paper presents a preliminary list of 650 genera of vascular plants that contain at least one species linked in exclusive or preferential way with the montane mesophilous forest (cloud forest) of Mexico. The analysis of this inventory reveals that:

a) Epiphytes show to be the best represented life form in this forest and the family Orchidaceae prevails in the number of genera, being more than twice as important as Compositae and almost four times as important as Leguminosae.

b) 13 families of the vascular flora of Mexico (Brunelliaceae, Chloranthaceae, Cunoniaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Nyssaceae, Podocarpaceae, Proteaceae, Sabiaceae, Schisandraceae, Tovariaceae, Tropaeolaceae and Winteraceae) are exclusive or almost exclusive of this vegetation type

[1] Trabajo realizado con apoyo económico del Instituto de Ecología (cuenta 902-03), del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

and the majority of components of additional 33 families are preferential o exclusive members of the montane mesophilous forest.

c) On the generic level southern affinity amply prevails over the northern one; only 2% of the genera are restricted in their distribution to the limits of the country, but this percentage rises to 12 if the joint area of Mexico and Central America is taken as reference.

d) The fossil record indicates that the montane mesophilous forest exists in Mexico since the Tertiary and in this connection it can be postulted that this vegetation type evolved by means of an integration of elements of appropriate ecological affinity from the old flora of southern Laurasia, from the flora immigrated from South America as well as from the flora originated in Mexico and Central America; some plants from other vegetation types were most probably also incorporated.

Datos generales acerca del bosque mesófilo de montaña

El término bosque mesófilo de montaña (en lo sucesivo bmm) se ha estado utilizando en las últimas décadas en México para englobar de manera un tanto convencional a una serie de comunidades vegetales, que se caracterizan por prosperar en lugares en que prevalece un clima húmedo y a la vez fresco. Equivale aproximadamente a lo que algunos autores de habla inglesa denominan "cloud forest", término que se ha traducido también al español como bosque nublado, selva nublada, bosque de neblina y bosque nebuloso.

El conjunto de esta manera definido resulta bastante heterogéneo desde el punto de vista fisonómico, pues incluye bosques bajos, de mediana estatura y muy altos, tanto perennifolios como caducifolios, con árboles de muy diversas arquitecturas, así como formas y tamaños de hojas, y también a menudo disímiles en cuanto a la biología de la polinización. Tampoco existe mucha uniformidad en términos de composición florística de las diferentes facetas en que se presenta el bmm y las especies dominantes varían ampliamente de un lugar a otro.

Entre sus características comunes más generalizadas destacan la abundancia y diversidad de epífitas y de trepadoras leñosas y también de pteridofitas en general, que en su conjunto llegan a formar parte importante de la biomasa de la comunidad.

El bmm ocupa una superficie reducida en México, pues son relativamente pocas las comarcas del país en que se conjuga la existencia de humedad y temperatura apropiadas. Su distribución geográfica consiste en una franja angosta y más o menos continua, que se inicia en la región de Xilitla, en el sureste de San Luis Potosí y corre a lo largo de las laderas de barlovento de la Sierra Madre Oriental hasta el centro de Veracruz, y de ahí hasta las sierras del norte y del noreste de Oaxaca. Existe también un área aislada en el SW de Tamaulipas, así como algunos enclaves menores en el centro-norte del mismo estado y en el este de Nuevo León. Del otro lado del Istmo de Tehuantepec, el tipo de vegetación reaparece en forma de varios manchones de tamaños diversos en los macizos montañosos de Chiapas.

El bmm existe también en la vertiente pacífica del país, pero ahí su distribución es aún más dispersa, tanto a lo largo de la Sierra Madre del Sur, como también en la Sierra Madre Occidental (hasta Sinaloa y Durango) y en el Eje Volcánico Transversal. Sin embargo, salvo algunas áreas más continuas en Oaxaca y Guerrero, está prácticamente confinado a cañadas húmedas y algunas laderas protegidas.

El mapa de la fig. 1 ilustra de manera esquemática el área del bmm en México, con la aclaración de que los puntos no necesariamente representan localidades precisas,

sino más bien indican tendencias generales de ubicación de las cañadas en cuestión, que muchas veces no son sino de unas pocas decenas de metros de ancho.

Dada la distribución tan fragmentaria, resulta también complicada la determinación de la superficie total que ocupa este tipo de vegetación en el país. Sin embargo, un análisis cartográfico indica que no llega a cubrir 20,000 km^2, aunque seguramente más de 10,000, o sea entre 0.5 y 1% del territorio de la República.

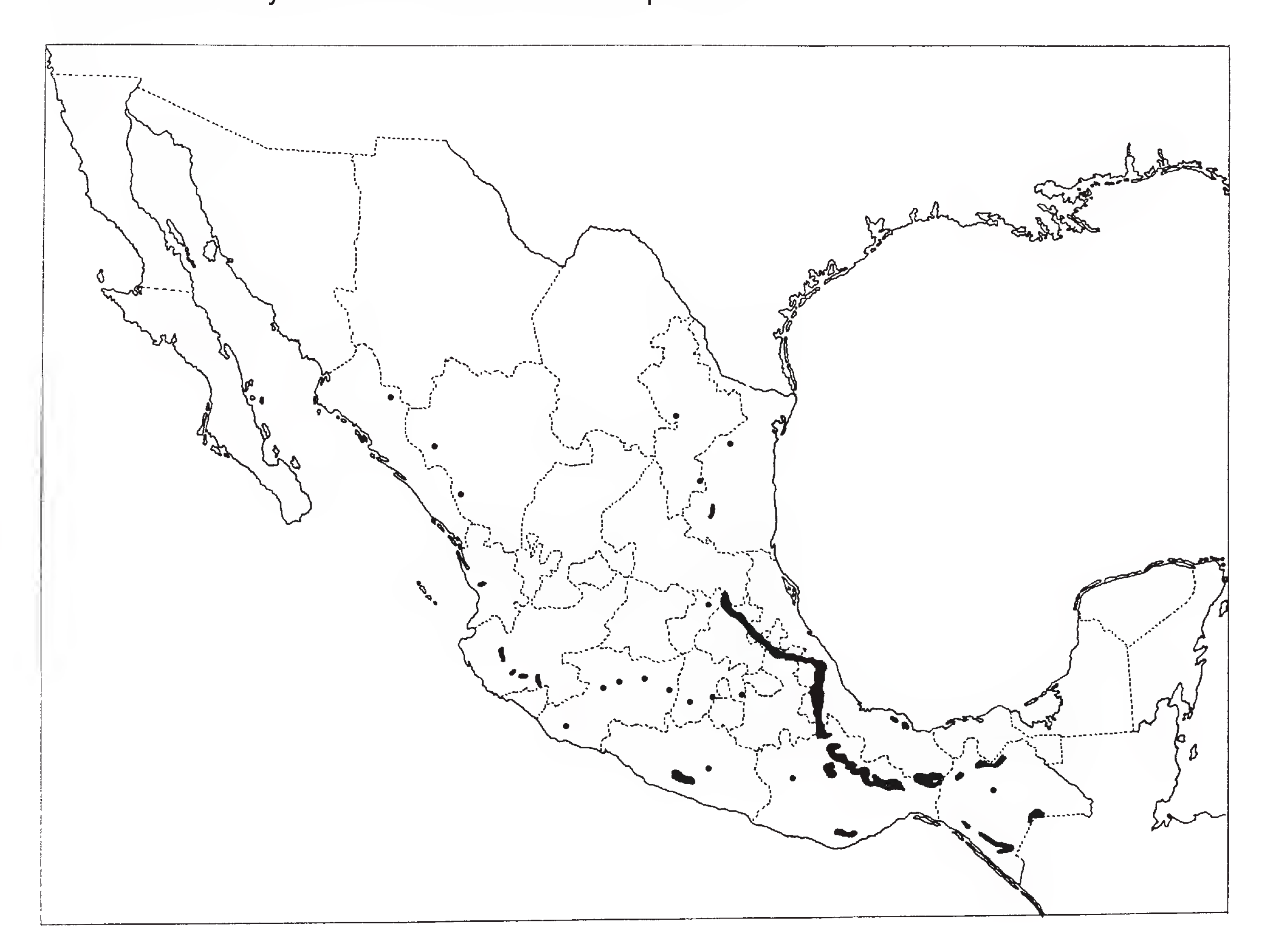


Fig. 1. Distribución esquemática del bosque mesófilo de montaña en México.

Tampoco sabemos con exactitud en qué tanta proporción de esta superficie los bosques desaparecieron en función de actividades humanas, pero sin duda queda mucho menos de la mitad, pues, a pesar de tratarse en su mayor parte de áreas de topografía abrupta, el impacto ha sido y sigue siendo intenso.

Por otro lado, es importante mencionar que bosques de afinidades climáticas (y a menudo también florísticas) y con otras características similares, se han descrito también de Centro y Sudamérica, de algunas islas de las Antillas, así como del sureste de Asia, de Australia y de Africa.

Para más información sobre el bmm de México puede consultarse el trabajo de Rzedowski (1978) así como los que se mencionan en los párrafos siguientes.

Composición florística del bmm

Aunque el grueso de las especies de plantas que forman parte de este tipo de vegetación fueron descritas en el siglo XIX, no es sino hasta mediados de la centuria siguiente, cuando Miranda (1947), Miranda y Sharp (1950) por un lado y Leopold (1950) por el otro, formulan las definiciones iniciales de la comunidad vegetal en cuestión para México y proporcionan las primeras listas de sus componentes.

En los cuarenta y tantos años transcurridos a partir de la publicación de aquellas contribuciones pioneras, se registró un avance importante hacia el conocimiento del bmm de nuestro país gracias, entre otros, a los trabajos de Sharp et al. (1950), Hernández X. et al. (1951), Sharp (1951, 1966), Miranda (1952, 1960), Carlson (1954), Martin (1958), Miranda y Hernández X. (1963), Rzedowski (1966, 1970), Rzedowski y McVaugh (1966), Gómez Pompa (1966), Sousa (1968), Sarukhán (1968), Chiang (1970), Zuill y Lathrop (1975), Marroquín (1976), Puig (1976, 1989), Rzedowski y Palacios Chávez (1977), Alvarez del Castillo (1977), Vargas (1982), Puig et al. (1983), Lorenzo et al. (1983), Ibarra Contreras (1983), Lira y Riba (1984), Zolá (1987), Ishiki Ishihara (1988), Luna et al. (1988), Luna-Vega et al. (1989, 1994), Johnston et al. (1989), Castillo-Campos (1991), Briones Villarreal (1991), Williams (1991), Long y Heath (1991), Zamudio et al. (1992), Meave et al., (1992), Muñoz (1992), Jiménez Ramírez et al. (1993), Santiago y Jardel (1993), Labat (1995).

Si bien la suma de todos estos esfuerzos no nos permite aún contar con un buen inventario florístico global de la comunidad vegetal en cuestión, la información acumulada es ya suficiente para la realización de estimaciones y de análisis preliminares, como los que se adelantan a continuación.

En un artículo reciente (Rzedowski, 1991) valoré en alrededor de 2,500 el número de especies de plantas vasculares que habitan de manera exclusiva o preferente en el bmm de México. Tal cantidad representa alrededor de 10% de la riqueza florística calculada para todo el país y significa que este tipo de vegetación es muchísimo más diverso por unidad de superficie, que cualquier otro en el territorio de la República.

Si bien la cantidad de 2,500 especies exclusivas o preferenciales es muy aproximada y no es factible todavía ofrecer una enumeración de las mismas, sí ha sido posible integrar una lista, que sin dejar de ser tentativa, puede considerarse como razonablemente completa e incluye 650 géneros a los que pertenecen tales especies, mismos que se agrupan en 144 familias (véase apéndice 1). En el cuadro 1 se presenta un resumen que ilustra la participación cuantitativa de los principales grupos de plantas vasculares en la

Cuadro 1. Resumen numérico de los componentes vasculares del bosque mesófilo de montaña de México (basado en especies que habitan en este tipo de vegetación de manera exclusiva o preferente).

	Familias	Géneros	Especies
Pteridofitas	10	70	ca. 500
Gimnospermas	4	5	ca. 10
Monocotiledóneas	16	145	ca. 700
Dicotiledóneas	114	430	ca. 1300
en total	144	650	ca. 2500

flora del bmm de México, destacando la considerable y ya mencionada proporción de las pteridofitas y por otro lado el relativamente elevado número de monocotiledóneas.

En el cuadro 2 se ofrece un desglose tentativo de las 2,500 especies, en el que se definen las proporciones que asumen las principales formas biológicas, con información sobre la participación de las pteridofitas en las mismas. Al igual que Aguirre-León (1992), el análisis enfatiza la gran importancia numérica (más de 30% de las especies) que tienen las epífitas en este tipo de vegetación, superando a cualquiera de las demás formas biológicas. También es significativa la cuantía de plantas leñosas, que en su conjunto engloban a cerca de la mitad de la flora.

Cuadro 2. Estimación tentativa de la diversidad (especies exclusivas y preferentes de plantas vasculares) del bosque mesófilo de montaña de México, indicando la participación de diferentes formas biológicas y de pteridofitas.

	Especies en total	Especies de pteridofitas
Arboles	ca. 450	ca. 10
Epífitas	ca. 800	ca. 200
Bejucos	ca. 50	
Arbustos	ca. 600	ca. 5
Plantas herbáceas	ca. 600	ca. 300
en total	ca. 2500	ca. 500 = 20%

Las familias mejor representadas de plantas vasculares se enumeran en la columna izquierda del cuadro 3, ordenadas por su importancia a nivel del número de géneros. Es de llamar la atención aquí la primacía de las Orchidaceae, que son más de 2 veces más diversas que las Compositae y cerca de 4 veces más numerosas que las Leguminosae. A este respecto cabe recordar que Compositae es la familia ampliamente dominante, tanto en la flora total de México, como en la de la mayor parte de su territorio, sobre todo en las regiones áridas y semiáridas, así como en las de clima templado y subhúmedo, cediendo este papel a las especies de Leguminosae en las porciones cálidas.

Cuadro 3. Familias de plantas vasculares representadas por mayor número de géneros en el bosque mesófilo de México (cada género presenta al menos una especie exclusiva o preferente del bmm).

	Géneros	Otras familias bien representadas (con más de 30 especies)
Orchidaceae	83	Araceae
Polypodiaceae (s.l.)	47	Begoniaceae
Compositae	34	Bromeliaceae
Rubiaceae	29	Lauraceae

Cuadro 3. Continuación.

	Géneros	Otras familias bien representadas (con más de 30 especies)
Leguminosae	21	Myrsinaceae
Gramineae	19	Myrtaceae
Gesneriaceae	17	Piperaceae
Scrophulariaceae	13	Urticaceae
Acanthaceae	13	
Melastomataceae	13	
Solanaceae	13	
Euphorbiaceae	12	
Ericaceae	11	

En el cuadro 4 se enumeran los 17 géneros de plantas vasculares que están representados por mayor número de especies exclusivas o preferentes en el bmm de México, descollando una vez más la gran diversidad de la sinusia epifítica en la cual participan numerosas especies de *Anthurium*, *Elaphoglossum*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Peperomia*, *Polypodium* y *Tillandsia*.

Cuadro 4. Géneros de plantas vasculares representados por mayor número de especies exclusivas o preferentes en el bosque mesófilo de montaña de México.

Anthurium	*Parathesis*
Begonia	*Peperomia*
Chamaedorea	*Pilea*
Deppea	*Polypodium*
Elaphoglossum	*Rondeletia*
Encyclia	*Saurauia*
Epidendrum	*Selaginella*
Hoffmannia	*Tillandsia*
Miconia	

Por otro lado, no deja de ser notable la ausencia absoluta o la escasez de miembros de algunas familias que son importantes a nivel de la flora nacional, pero que no han o apenas han penetrado a este tipo de vegetación. Entre tales familias (Cuadro 5) destacan Bignoniaceae, Burseraceae, Combretaceae y Sapindaceae, grupos muy bien representados en la flora de la tierra caliente de México.

Más de llamar la atención, sin embargo, resulta la existencia de un gran contingente de familias, cuyos componentes prosperan preferente o mayoritariamente en el bmm. El cuadro 6 enumera 33 entidades de este nivel que se registran como tales para México y el cuadro 7 señala otras 13 adicionales que son exclusivas o casi exclusivas en el país para este tipo de vegetación. Cabe observar que de las 46 familias sólo unas pocas se hallan representadas en México por más de 3 géneros, aunque 12 de ellas incluyen más de 10 especies conocidas como habitantes del bmm.

Cuadro 5. Familias importantes de la flora vascular mexicana escasamente representadas o ausentes en el bosque mesófilo de montaña.

Amaryllidaceae	Combretaceae
Anacardiaceae	Cruciferae
Bignoniaceae	Cyperaceae
Boraginaceae	Nyctaginaceae
Burseraceae	Sapindaceae
Caryophyllaceae	Zygophyllaceae
Chenopodiaceae	

La heterogeneidad de esta comunidad vegetal tiene como corolario la existencia de un gran número de árboles que asumen el papel de dominantes o codominantes de la vegetación.

Cuadro 6. Familias cuyos representantes mexicanos prosperan preferentemente en el bosque mesófilo de montaña.

Aceraceae	Garryaceae	Myricaceae
Actinidiaceae	Gesneriaceae	Myrsinaceae
Aquifoliaceae	Gleicheniaceae	Orchidaceae
Balanophoraceae	Hippocastanaceae	Piperaceae
Begoniaceae	Hymenophyllaceae	Selaginellaceae
Burmaniaceae	Icacinaceae	Staphyleaceae
Clethraceae	Lauraceae	Styracaceae
Coriariaceae	Lycopodiacae	Symplocaceae
Cornaceae	Magnoliaceae	Taxaceae
Cyatheaceae	Marattiaceae	Theaceae
Dichapetalaceae	Monimiaceae	Thymelaeaceae

El cuadro 8 es una lista de algunos de los géneros, cuyas especies con mayor frecuencia son cuantitativamente importantes en la biomasa del bosque.

Cuadro 7. Familias cuyos representantes mexicanos prosperan exclusiva o casi exclusivamente en el bosque mesófilo de montaña.

Brunelliaceae	Proteaceae
Chloranthaceae	Sabiaceae
Cunoniaceae	Schisandraceae
Hamamelidaceae	Tovariaceae
Illiciaceae	Tropaeolaceae
Nyssaceae	Winteraceae
Podocarpaceae	

Cuadro 8. Algunos géneros de árboles cuantitativamente importantes en el bosque mesófilo de montaña de México.

Alfaroa	*Dendropanax*	*Oreopanax*
Alnus	*Fraxinus*	*Persea*
Carpinus	*Juglans*	*Prunus*
Carya	*Liquidambar*	*Quercus*
Chiranthodendron	*Matudaea*	*Prunus*
Cinnamomum	*Meliosma*	*Styrax*
Clethra	*Nyssa*	*Symplocos*
Cleyera	*Oecopetalum*	*Ternstroemia*
Cornus	*Oreomunnea*	*Zinowiewia*
Dalbergia		

Análisis de las afinidades geográficas

La flora de México es un ejemplo notable y renombrado de convivencia de elementos meridionales y boreales. Este hecho ya lo han reconocido varios de los naturalistas que en el siglo XIX realizaron exploraciones botánicas en el país, y Hemsley (1886-1888) fue el primero en definir de manera clara y semicuantitativa estas afinidades geográficas.

El bmm es una de las comunidades vegetales en que mejor se pone de manifiesto tal composición mixta, hecho que ha sido enfatizado por varios autores, pero principalmente por Miranda y Sharp (1950) así como por Martin y Harrell (1957). Los mencionados investigadores se ocuparon sobre todo de las ligas florísticas (mayormente a nivel de árboles) existentes con el bosque caducifolio del este de los Estados Unidos, así como de las disyunciones que estas relaciones llevan involucradas, y propusieron algunas hipótesis paleoecológicas para explicar el fenómeno.

Algunos años después Miranda (1960) y Sharp (1966) señalaron la circunstancia de que en el bmm de México se concentran también las afinidades florísticas con el este de Asia, y no dejaron de postular las posibles causas de tal particularidad fitogeográfica.

Más recientemente se ha insistido en los fuertes vínculos de la flora del tipo de vegetación que nos ocupa con la de bosques similares de Sudamérica, en particular con los de la región andina y se ha señalado que los elementos de esta distribución son los que prevalecen cuantitativamente en nuestro país, al menos a nivel de la composición de la flora, aun cuando muchas veces no están dominando en la biomasa de las comunidades.

En el cuadro 9 se presenta el análisis de la distribución geográfica total de los 650 géneros de plantas vasculares definidos en este trabajo como más característicos del bmm. Los números de tal conjunto confirman abiertamente la gran preponderancia de plantas relacionadas con las de Sudamérica, que en términos globales son unas 5 veces más numerosas que las vinculadas con la flora del hemisferio norte.

Es interesante enfatizar, sin embargo, que este valor no es sino el promedio aproximado de una extensísima gama de variantes que se manifiestan a diferentes niveles. Así, por ejemplo, desde la misma contribución inicial de Miranda y Sharp (1950) se sabe que el estrato arbóreo del bmm es el que a menudo tiene una elevada proporción de elementos boreales, mientras que en el sotobosque predominan plantas con vínculos meridionales. Luna et al. (1988), en su análisis fitogeográfico del bmm de Teoceolo, Ver.,

realizaron un desglose de los principales estratos y sinusias, corroborando claramente este fenómeno y encontrando además que entre las epífitas prácticamente no existe participación alguna de géneros de afinidad septentrional.

En el mismo cuadro 9 puede apreciarse que en el caso de las monocotiledóneas son más de 40 veces más importantes las ligas con el sur que con el norte, mientras que en las pteridofitas el factor de proporción es de 2.4 y en las gimnospermas la situación se invierte, pues sólo hay un género de vínculo neotropical por 2 holárticos.

Cuadro 9. Resumen de la distribución geográfica total de los géneros que están representados en el bosque mesófilo de montaña de México al menos por una especie exclusiva o preferente de este tipo de vegetación.

	Pteridofitas	Gimnospermas	Dicotiledóneas	Monocotiledóneas	total	%
En total	70	5	430	145	650	
Cosmopolita	15	0	44	11	70	11
Pantropical	21	0	48	7	76	12
México a Sudamérica	17	1	181	96	295	46
México y Centroamérica	0	1	50	13	64	10
Hemisferio Norte	2	2	31	0	35	5
América y Asia	5	0	23	2	30	4
México	0	0	7	7	14	2
otros tipos de distribución	10	1	46	9	66	10

Mucha variación se presenta también en función de la ubicación geográfica y en términos generales la influencia de la flora sudamericana disminuye al ir aumentando la latitud. En este sentido, de acuerdo con Rzedowski y Palacios Chávez (l977), en el bosque de *Oreomunnea* del N de Oaxaca los elementos meridionales son unas 7 veces más importantes que los boreales, mientras que en la comunidad de *Liquidambar-Quercus-Clethra* del SW de Tamaulipas está proporción baja a menos de 2.

Solamente 2% de los géneros restringe su distribución a los límites del país, aunque este porcentaje aumenta a 12 si se toma como referencia a México y Centroamérica.

A nivel de especie no es factible todavía realizar un cómputo similar, pero pudieron contarse los endemismos de una muestra de dos familias y cuatro géneros, como se ilustra en el cuadro 10. De las 92 especies de árboles de esta manera seleccionados, todas habitantes preferentes o exclusivas del bmm, 96% restringe su área de distribución a México y América Central y 53% sólo se conocen de este país. Es probable que si se hiciera el cálculo con base en una muestra de plantas herbáceas, los valores serían sensiblemente más bajos, y si se analizaran sólo las pteridofitas, arrojarían números de no más de 35% y 20% respectivamente. En un trabajo reciente (Rzedowski, 1991) estimé que la totalidad de las especies de plantas vasculares del bmm de nuestro país contiene aproximadamente 30% de entidades endémicas a México y más o menos 60% si se toma como marco de referencia a México junto con la parte de América Central que abarca hasta el norte de Nicaragua.

Cuadro 10. Grado de endemismo en una muestra de 92 especies de árboles que habitan preferente o exclusivamente en el bosque mesófilo de montaña de México. Información en su mayor parte extraída de Sleumer (1967), Smith (1944), Hunter (1966), Standley (1924), Allen (1945) y Fryxell (1988).

	total de especies del bmm	especies endémicas de la vertiente del Golfo	especies endémicas de la vertiente pacífica	especies de ambas vertientes	especies que extienden su área a Centroamérica	
Clethra	9	2	3	0	4	(1 también en las Antillas)
Oreopanax	10	1	1	0	8	(1 también en las Antillas y en Sudamérica)
Saurauia	15	3	2	2	8	(1 también en Colombia)
Symplocos	8	4	1	0	3	
Lauraceae	40	15	6	3	16	
Malvaceae	10	5	0	1	4	
	92	30	13	6	43	

total de especies endémicas a México 49 = 53%
total de especies endémicas a México y Centroamérica 89 = 96%

Origen e historia del bmm

La notable diversidad de la flora, la gran cantidad de familias que son exclusivas y preferenciales del bmm, y la riqueza en taxa de distribución restringida apuntan hacia el hecho de que este tipo de vegetación existe en México desde hace mucho tiempo. La importante proporción de especies endémicas en buena parte debe ser también el resultado de la distribución fragmentaria que presenta este bosque en el país, característica que, a su vez, sugiere que el área del mismo debe haber sido más continua durante algunas épocas geológicas pasadas, y que en este contexto la situación presente puede considerarse como relictual.

Los datos existentes del registro fósil confirman bien la conclusión de que el bmm y los componentes de su flora tuvieron una larga historia evolutiva, pues muestran que en el sureste de Veracruz existió este tipo de vegetación en el Plioceno Medio (Graham, 1976) y en el norte de Chiapas en el Mioceno Inferior y Medio (Palacios y Rzedowski, 1993). Un hecho sobresaliente, en particular en los sedimentos de Chiapas, consiste en el hallazgo del polen de un gran número de géneros característicos de tal bosque, tanto de los que señalan afinidades boreales, como *Acer*, *Carpinus*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Tilia*, *Ulmus* y muchos otros, como también de los de vínculo meridional, como *Brunellia*, *Calatola*, *Hedyosmum*, *Phyllonoma*, *Struthanthus*, *Tillandsia*, etc. Tampoco faltan los fósiles

de grupos comunes con el este de Asia, como *Dendropanax*, *Magnolia*, *Styrax*, *Symplocos* y *Ternstroemia*, ni los propios de géneros de distribución restringida, entre ellos *Alfaroa*, *Chiranthodendron*, *Matudaea* y *Olmediella*. Descuella la gran diversidad de fósiles de pteridofitas, que incluyen varias Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Lycopodiaceae. No deja de sorprender, además, la presencia en aquella época en México de plantas como *Castanea*, *Corylus*, *Iriartea*, *Keteleeria*, *Larix*, *Liriodendron*, *Nothofagus*, *Platycarya*, *Sequoia*, *Tsuga* y de otras hoy ausentes de la flora nacional.

Aunque no se tienen todavía pruebas firmes de la existencia del bmm en México en épocas anteriores al Mioceno, dada la diversidad fisiográfica y climática del territorio del país, cabe postular su probable presencia desde el Eoceno mismo o quizás de tiempos aún más remotos, como también lo sugieren McVaugh (1952), Axelrod (1975) y Vargas (1982).

A su vez, la composición florística especial, la antigüedad y la distribución disyunta de algunos de sus componentes, plantean una problemática interesante en torno al origen, a la historia y a la evolución del tipo de vegetación mencionado, así como en lo que concierne a las vías de migración que utilizaron sus elementos (o los antecesores de sus elementos) para arribar a estas tierras.

Así, partiendo del registro de significativos vínculos que se han encontrado entre la flora del bmm de México con la del este y sureste de Asia y del hecho de que muchos de los géneros comunes entre ambas áreas se han registrado también en estado fósil del territorio de los Estados Unidos de América (Bader, 1960; Dressler, 1954; Matuda, 1953; Miranda, 1960; Sharp, 1953, 1966), cabe postular la idea de que en su génesis el bmm de México debe haberse nutrido de plantas que habitaban en la porción sur del continente laurasiático en el Cenozoico temprano. Tal hipótesis es congruente tanto con la circunstancia de que durante todo el Terciario hubo contacto terrestre permanente entre México y la parte central de Norteamérica, como también con la existencia de la ya mencionada liga florística entre el bmm de este país y el bosque caducifolio del este de E.U.A.

Por otro lado, es evidente que una proporción importante de los elementos del bmm de México procede de Sudamérica o de antecesores sudamericanos. En este caso no resulta aún del todo clara la forma como se desplazaron muchas de tales plantas, sobre todo a la luz del hecho de que, de acuerdo con recientes deducciones (Dengo, 1973), el puente centroamericano sólo tiene unos 5.7 millones de años de edad y durante todo el resto del periodo Terciario no había contacto terrestre entre las que son hoy la parte norte y la parte sur de América.

Aunque es probable que cierta proporción de los componentes de extracción meridional del bmm arribó a México en el Plioceno y en el Pleistoceno, cuando ya existía comunicación con el sur, el registro fósil indica que muchos de estos elementos estaban aquí desde épocas anteriores. En tal circunstancia cabe considerar la posibilidad de que su migración se hubiese realizado en forma escalonada a través de islas que aparentemente existieron desde el Cretácico entre Norte y Sudamérica (Dengo, op. cit.), siempre y cuando en tales islas prevalecieran las condiciones ecológicas apropiadas para el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas en cuestión.

Sobre este particular Graham (1993) señala que en las 5 floras fósiles terciarias conocidas de Costa Rica y de Panamá no se encuentran sino plantas propias de clima

francamente cálido. Por otro lado, sin embargo, el hallazgo de Palacios Chávez y Rzedowski (1993) del registro de un bmm muy diverso en el Plioceno Inferior y Medio de una región costera del norte de Chiapas (localidad que en aquella época posiblemente también se ubicaba en una isla) sugiere que durante ese lapso el clima del área era bastante (5 a 7°C) más fresco que el actual. De ser correcta tal interpretación, cabría deducir que al menos durante ciertas épocas algunas de las islas podían funcionar como vectores efectivos del proceso migratorio de plantas menos termófilas.

En otro precepto, la significativa proporción de elementos endémicos permite especular que México en unión con una parte de Centroamérica ha funcionado también como centro de origen y radiación de la flora del bmm. La gran mayoría de los grupos taxonómicos en cuestión carecen de estudios suficientemente profundos para dilucidar su historia y geografía evolutiva, de manera que es difícil ofrecer interpretaciones inequívocas, pero es probable que grupos tales como *Ceratozamia*, *Cobaea*, *Conostegia*, *Deppea*, *Heliocereus*, *Oecopetalum*, *Rumfordia* y *Symplococarpon* ejemplifiquen bien esta tendencia.

De hecho es probable que una parte de los que se consideran como géneros neotropicales del bmm se hayan generado en México y/o Centroamérica y después se extendieran hacia América meridional, pues no hay mucha duda de que al mismo tiempo que unas plantas migraban hacia el norte, otras por la misma vía se desplazaban hacia el sur.

Entre otros aspectos de interés de la historia de este tipo de vegetación que quedan por dilucidarse en el futuro destaca la notable preponderancia de la vinculación neotropical a nivel de la sinusia epifítica, manifiesta sobre todo en Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae. La primera de estas familias es de distribución cosmopolita y está bien representada en la región intertropical del Antiguo Mundo, pero los géneros de orquídeas característicos del bmm de México son casi todos americanos.

En marcado contraste, entre las trepadoras leñosas de esta comunidad vegetal juegan un papel de mayor importancia los géneros de afinidad boreal, muchos de ellos conocidos también de Asia, como por ejemplo *Celastrus*, *Gelsemium*, *Hydrangea*, *Parthenocissus*, *Philadelphus*, *Schisandra* y *Vitis*.

Sin duda, estas relaciones son indicativas de hechos y fenómenos sucedidos en el pasado geológico, pero por el momento no tengo hipótesis que proponer para su explicación.

Por último, es pertinente apreciar que, si bien la composición del bmm de México encuadra aceptablemente bien dentro del conjunto de la flora vascular del país, la significativa proporción de familias (¡y de géneros!) exclusivos o preferentemente representados en este tipo de vegetación, le concede una individualidad propia bien establecida. Este hecho significa que, no obstante su distribución geográfica tan fragmentaria e indudablemente cambiante a lo largo del tiempo, y a pesar de haberse nutrido e intercambiado elementos con otras comunidades vegetales (sobre todo con el bosque tropical perennifolio) y de haber perdido otros, el bmm de México ha mantenido, a través de decenas de millones de años, el tronco básico de su flora característica, como lo muestra en particular la comparación del mencionado conjunto del polen fósil del norte de Chiapas con los inventarios actuales.

AGRADECIMIENTOS

Doy gracias al Ing. Eric Hágsater, al Biól. Gerardo Salazar y al Biól. Miguel Angel Soto Arenas, quienes tuvieron la amabilidad de depurar y completar la lista de géneros de la familia Orchidaceae. El Dr. José L. Panero hizo una serie de sugestiones y adiciones al manuscrito y lo enriqueció con su reciente descubrimiento de *Schisandra* en la flora de México. Debo un reconocimiento especial a mi esposa Graciela, quien en diferentes fases de desarrollo de esta contribución dio invaluable apoyo moral y material.

LITERATURA CITADA

Aguirre-León, E. 1992. Vascular epiphytes of Mexico: a preliminary inventory. Selbyana 13: 72-76.

Allen, C. K. 1945. Studies in the Lauraceae, VI. Preliminary survey of the Mexican and Central American species. J. Arnold Arbor. 26: 280-434.

Alvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. Biotica 2: 3-54.

Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 280-334.

Bader, F. J. W. 1960. Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Nova Acta Leopoldina, n. s. 23(148): 1-594.

Briones Villarreal, O. L. 1991. Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas. Acta Bot. Mex. 16: 15-43.

Carlson, M. C. 1954. Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello, Chiapas, Mexico. Bull. Torrey Bot. Club 81: 387-399.

Castillo-Campos, G. 1991. Vegetación y flora del municipio de Xalapa, Veracruz. Instituto de Ecología. Xalapa, Ver. 148 pp.

Chiang, F. 1970. La vegetación de Córdoba, Ver. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 37 + 14 pp.

Dengo, G. 1973. Estructura geológica, historia tectónica y morfología de América Central. Centro Regional de Ayuda Técnica. A. I. D. México, D. F. 52 pp.

Dressler, R. L. 1954. Some floristic relationships between Mexico and United States. Rhodora 56: 81-96.

Fryxell, P. A. 1988. Malvaceae of Mexico. Syst. Bot. Monogr. 25: 1-522.

Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D. F. 173 pp.

Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 787-842.

Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T. P. et al. (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York. pp. 109-127.

Hemsley, W. B. 1886-1888. Outlines of the geography and the prominent features of the flora of Mexico and Central America. In: Godman, F. D. y O. Salvin (eds.). Biologia Centrali-Americana. Botany. vol. IV. R. H. Porter. London. pp. 138-315.

Hernández X., E., H. Crum, W. B. Fox y A. J. Sharp. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. Bull. Torrey Bot. Club 78: 458-463.

Hunter, G. E. 1966. Revision of Mexican and Central American *Saurauia* (Dilleniaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 53: 47-89.

Ibarra Contreras, G. 1983. Comunidades vegetales del Cerro Cacique, ubicado en el Eje Neovolcánico; Zitácuaro, Michoacán. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 106 pp.

Ishiki Ishihara, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. 201 pp.

Jiménez Ramírez, J., J. L. Contreras Jiménez, R. E. González Flores, R. Antonio Ocampo, G. Lozano Valdés y S. Torres Reynoso. 1993. Plantas vasculares. In: Luna Vega, I. y J. Llorente-Bousquets (eds.). Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 127-250.

Johnston, M. C., K. Nixon, G. L. Nesom y M. Martínez. 1989. Listado de plantas vasculares conocidas de la sierra de Guatemala, Gómez Farías, Tamaulipas, México. Biotam 1(2): 21-33.

Labat, J.-N. 1995. Végétation du nord-ouest du Michoacan - Mexique. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fasc. complem. VIII. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich. 401 pp.

Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. Ecology 31: 507-518.

Lira, R. y R. Riba. 1984. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofita de la Sierra de Santa Marta, Veracruz, México. Biotica 9: 451-467.

Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 62: 133-172.

Lorenzo S. A., L., A. Ramírez Roa, M. A. Soto Arenas, A. Breceda, M. C. Calderón, H. Cortez, C. Puchet, M. Ramírez, R. Villalón y E. Zapata. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur de México. Bol. Soc. Bot. México 44: 97-102.

Luna, I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. Bol. Soc. Bot. México 48: 35-63.

Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 59: 63-87.

Luna-Vega, I., S. Ocegueda Cruz y O. Alcántara Ayala. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 65: 31-62.

Marroquín, J. S. 1976. Vegetación y florística del noroeste (sic) de México. II. El bosque deciduo templado. Revista Soc. Mex. Hist. Nat. 37: 103-132.

Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 101. Ann Arbor. 102 pp.

Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. Ecology 38: 468-480.

Matuda, E. 1953. Plantas asiáticas en México. Mem. Congr. Cient. Mex. 6: 230-248.

McVaugh, R. 1952. Suggested phylogeny of *Prunus serotina* and other wide-ranging phylads in North America. Brittonia 7: 317-346.

Meave, J., M. A. Soto, L. M. Calvo Irabien, H. Paz Hernández y S. Valencia Avalos. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. Bol. Soc. Bot. México 52: 31-77.

Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. Revista Soc. Mex. Hist. Nat. 8: 95-114.

Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.

Miranda, F. 1960. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México 30: 117-150.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-179.

Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. Ecology 31: 313-333.

Muñoz, M. E. 1992. Distribución y diversidad de especies arbóreas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera de Manantlán. Tesis. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. 102 pp.

Palacios Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. Acta Bot. Mex. 24: 1-96.

Puig, H. 1976. La végétation de la Huasteca (Mexique). Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D. F. 531 pp.

Puig, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. Biotam 1: 34-53.

Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. Biotica 8: 339-359.

Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. Acta Cient. Potos. 5: 5-291.

Rzedowski, J. 1970. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. Anales Esc. Nac. Ci. Biol. 18: 91-106.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F. 432 pp.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.

Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 1-123.

Rzedowski, J. y R. Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) *mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México), una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Mexico 29: 121-177.

Santiago, A. L. y E. J. Jardel. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. Biotam 5: 13-26.

Sarukhán, J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. In: Pennington, T. D. y J. Sarukhán. Manual para la identificación de los árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y FAO. México, D. F. pp. 3-46.

Sharp, A. J. 1951. The relation of the Eocene Wilcox flora to some modern floras. Evolution 5: 1-5.

Sharp, A. J. 1953. Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. J. Ecol. 41: 374-380.

Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. Ciencia, México. 24: 229-232.

Sharp, A. J., E. Hernández X., H. Crum y W. B. Fox. 1950. Nota florística de una asociación importante del suroeste de Tamaulipas. Bol. Soc. Bot. Méx. 11: 1-4.

Sleumer, H. 1967. Monographia Clethracearum. Bot. Jahrb. 87: 36-116.

Smith, A. C. 1944. Araliaceae. North Amer. Fl. 28B: 1-41.

Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 39: 121-160.

Standley, P. C. 1924. Symplocaceae. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U. S. Natl. Herb. 23: 1130-1132.

Vargas, Y. 1982. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque mesófilo de montaña en Huayacocotla, Ver. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 105 pp.

Williams L., G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. Acta Bot. Mex. 13: 1-7.

Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación del estado de Querétaro. Panorama preliminar. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Querétaro. 92 pp.

Zolá, M. G. 1987. La vegetación de Xalapa, Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 155 pp.

Zuill, H. A. y E. W. Lathrop. 1975. The structure and climate of a tropical montane forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, Mexico. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Bot. Ser. 46: 73-118.

APENDICE 1

Lista tentativa de géneros de plantas vasculares que tienen al menos una especie que habita exclusiva o preferentemente en el bosque mesófilo de montaña de México.

PTERIDOPHYTA

FAM. CYATHEACEAE: *Alsophila*, *Cibotium*, *Cnemidaria*, *Culcita*, *Cyathea*, *Dicksonia*, *Lophosoria*, *Nephelea*, *Sphaeropteris*, *Trichipteris*.
FAM. GLEICHENIACEAE: *Dicranopteris*, *Diplopterygium*, *Sticherus*.
FAM. HYMENOPHYLLACEAE: *Hymenophyllum*, *Trichomanes*.
FAM. LYCOPODIACEAE: *Lycopodium*.
FAM. MARATTIACEAE: *Danaea*, *Marattia*.
FAM. OPHIOGLOSSACEAE: *Botrychium*, *Ophioglossum*.
FAM. POLYPODIACEAE: *Adiantum*, *Anogramma*, *Antrophyum*, *Arachniodes*, *Asplenium*, *Athyrium*, *Blechnum*, *Bolbitis*, *Campyloneurum*, *Cheilanthes*, *Cochlidium*, *Ctenitis*, *Cystopteris*, *Dennstaedtia*, *Diplazium*, *Doryopteris*, *Dryopteris*, *Elaphoglossum*, *Eriosorus*, *Grammitis*, *Hypolepis*, *Lindsaea*, *Lonchitis*, *Loxogramme*, *Loxoscaphe*, *Microgramma*, *Nephrolepis*, *Niphidum*, *Odontosoria*, *Peltapteris*, *Phanerophlebia*, *Phlebodium*, *Phyllitis*, *Pityrogramma*, *Plagiogyria*, *Pleopeltis*, *Polypodium*, *Polystichum*, *Pteridium*, *Pteris*, *Saccoloma*, *Schaffneria*, *Stigmatopteris*, *Tectaria*, *Thelypteris*, *Vittaria*, *Woodwardia*.
FAM. PSILOTACEAE: *Psilotum*.
FAM. SCHIZAEACEAE: *Anemia*.
FAM. SELAGINELLACEAE: *Selaginella*.

GYMNOSPERMAE

FAM. PINACEAE: *Pinus*.
FAM. PODOCARPACEAE: *Podocarpus*.
FAM. TAXACEAE: *Taxus*.
FAM. ZAMIACEAE: *Ceratozamia*, *Zamia*.

ANGIOSPERMAE: DICOTYLEDONEAE

FAM. ACANTHACEAE: *Aphelandra*, *Buceragenia*, *Chileranthemum*, *Dicliptera*, *Habracanthus*, *Hansteinia*, *Justicia*, *Louteridium*, *Neohallia*, *Odontonema*, *Poikilacanthus*, *Pseuderanthemum*, *Spathacanthus*.
FAM. ACERACEAE: *Acer*.
FAM. ACTINIDIACEAE: *Saurauia*.
FAM. AMARANTHACEAE: *Alternanthera*, *Iresine*.
FAM. ANACARDIACEAE: *Mauria*, *Rhus*.
FAM. ANNONACEAE: *Desmopsis*, *Guatteria*, *Rollinia*, *Tridimeris*.
FAM. APOCYNACEAE: *Mandevilla*, *Prestonia*, *Stemmadenia*, *Vallesia*.
FAM. AQUIFOLIACEAE: *Ilex*.
FAM. ARALIACEAE: *Dendropanax*, *Oreopanax*.
FAM. ASCLEPIADACEAE: *Asclepias*, *Gonolobus*, *Marsdenia*, *Matelea*, *Metastelma*, *Oxypetalum*.
FAM. BALANOPHORACEAE: *Helosis*.
FAM. BEGONIACEAE: *Begonia*.
FAM. BERBERIDACEAE: *Berberis*.
FAM. BETULACEAE: *Alnus*, *Carpinus*, *Ostrya*.
FAM. BIGNONIACEAE: *Amphitecna*, *Tourretia*.

FAM. BORAGINACEAE: *Ehretia*, *Mimophytum*, *Tournefortia*.
FAM. BRUNELLIACEAE: *Brunellia*.
FAM. CACTACEAE: *Aporocactus*, *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Heliocereus*, *Nopalxochia*.
FAM. CAMPANULACEAE: *Burmeistera*, *Centropogon*, *Heterotoma*, *Lobelia*.
FAM. CAPPARIDACEAE: *Cleome*.
FAM. CAPRIFOLIACEAE: *Abelia*, *Sambucus*, *Viburnum*.
FAM. CARYOPHYLLACEAE: *Drymaria*, *Stellaria*.
FAM. CELASTRACEAE: *Celastrus*, *Elaeodendron*, *Euonymus*, *Microtropis*, *Perrottetia*, *Rhacoma*, *Wimmeria*, *Zinowiewia*.
FAM. CHLORANTHACEAE: *Hedyosmum*.
FAM. CLETHRACEAE: *Clethra*.
FAM. COMPOSITAE: *Acourtia*, *Alepidocline*, *Archibaccharis*, *Aster*, *Bidens*, *Brickellia*, *Calea*, *Cirsium*, *Clibadium*, *Desmanthodium*, *Erechtites*, *Eupatorium*, *Hidalgoa*, *Jungia*, *Lactuca*, *Liabum*, *Mikania*, *Montanoa*, *Neurolaena*, *Oteiza*, *Otopappus*, *Perymeniopsis*, *Perymenium*, *Podachaenium*, *Polymnia*, *Rumfordia*, *Schistocarpha*, *Senecio*, *Stevia*, *Trigonospermum*, *Verbesina*, *Vernonia*, *Viguiera*, *Zexmenia*.
FAM. CONVOLVULACEAE: *Cuscuta*, *Ipomoea*, *Quamoclit*.
FAM. CORIARIACEAE: *Coriaria*.
FAM. CORNACEAE: *Cornus*.
FAM. CRASSULACEAE: *Echeveria*, *Sedum*.
FAM. CRUCIFERAE: *Cardamine*.
FAM. CUCURBITACEAE: *Cremastopus*, *Cucurbita*, *Cyclanthera*, *Hanburia*, *Parasicyos*, *Rytidostylis*, *Sechium*, *Sicyos*, *Tecunumania*.
FAM. CUNONIACEAE: *Weinmannia*.
FAM. DICHAPETALACEAE: *Dichapetalum*.
FAM. EBENACEAE: *Diospyros*.
FAM. ELAEOCARPACEAE: *Sloanea*.
FAM. ERICACEAE: *Agarista*, *Befaria*, *Cavendishia*, *Disterigma*, *Gaultheria*, *Lyonia*, *Macleania*, *Satyria*, *Sphyrospermum*, *Ugni*, *Vaccinium*.
FAM. EUPHORBIACEAE: *Acalypha*, *Alchornea*, *Bernardia*, *Cleidion*, *Cnidoscolus*, *Croton*, *Euphorbia*, *Gymnanthes*, *Hieronyma*, *Phyllanthus*, *Sebastiania*, *Tragia*.
FAM. FAGACEAE: *Fagus*, *Quercus*.
FAM. FLACOURTIACEAE: *Abatia*, *Hasseltia*, *Hasseltiopsis*, *Lunania*, *Olmediella*, *Xylosma*.
FAM. GARRYACEAE: *Garrya*.
FAM. GENTIANACEAE: *Chelonanthus*.
FAM. GESNERIACEAE: *Achimenes*, *Alloplectus*, *Besleria*, *Campanea*, *Columnea*, *Diastema*, *Drymonia*, *Episcia*, *Hypocyrta*, *Kohleria*, *Niphaea*, *Pentadenia*, *Phinaea*, *Rechsteineria*, *Rhynchoglossum*, *Smithiantha*, *Solenophora*.
FAM. GUTTIFERAE: *Ascyrum*, *Clusia*, *Hypericum*, *Rheedia*, *Vismia*.
FAM. HALORAGACEAE: *Gunnera*.
FAM. HAMAMELIDACEAE: *Distylium*, *Hamamelis*, *Liquidambar*, *Matudaea*.
FAM. HIPPOCASTANACEAE: *Billia*.
FAM. ICACINACEAE: *Calatola*, *Oecopetalum*.
FAM. ILLICIACEAE: *Illicium*.
FAM. JUGLANDACEAE: *Alfaroa*, *Carya*, *Juglans*, *Oreomunnea*.
FAM. LABIATAE: *Catopheria*, *Chaunostoma*, *Cunila*, *Hyptis*, *Salvia*, *Scutellaria*, *Stachys*.
FAM. LAURACEAE: *Beilschmiedia*, *Cinnamomum*, *Licaria*, *Litsea*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*.
FAM. LEGUMINOSAE: *Amicia*, *Bauhinia*, *Calliandra*, *Canavalia*, *Cercis*, *Clitoria*, *Dalbergia*, *Desmodium*, *Dioclea*, *Dussia*, *Erythrina*, *Gleditsia*, *Indigofera*, *Inga*, *Leucaena*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Pithecellobium*, *Senna*, *Sophora*, *Zapoteca*.
FAM. LENTIBULARIACEAE: *Pinguicula*.

FAM. LINACEAE: *Linum*.
FAM. LOASACEAE: *Loasa*.
FAM. LOGANIACEAE: *Gelsemium*, *Spigelia*.
FAM. LORANTHACEAE: *Antidaphne*, *Dendrophthora*, *Phoradendron*, *Psittacanthus*, *Struthanthus*.
FAM. LYTHRACEAE: *Cuphea*.
FAM. MAGNOLIACEAE: *Magnolia*.
FAM. MALPIGHIACEAE: *Banisteriopsis*, *Bunchosia*, *Stigmaphyllon*, *Tetrapterys*.
FAM. MALVACEAE: *Abutilon*, *Hampea*, *Hibiscus*, *Neobrittonia*, *Pavonia*, *Phymosia*, *Robinsonella*.
FAM. MARCGRAVIACEAE: *Marcgravia*.
FAM. MELASTOMATACEAE: *Arthrostemma*, *Blakea*, *Centradenia*, *Clidemia*, *Conostegia*, *Heterocentron*, *Leandra*, *Miconia*, *Monochaetum*, *Rhynchanthera*, *Tibouchina*, *Topobea*, *Triolena*.
FAM. MELIACEAE: *Cedrela*, *Guarea*, *Trichilia*.
FAM. MENISPERMACEAE: *Cissampelos*, *Menispermum*.
FAM. MONIMIACEAE: *Mollinedia*, *Siparuna*.
FAM. MORACEAE: *Clarisia*, *Coussapoa*, *Ficus*, *Morus*, *Pseudolmedia*, *Trophis*.
FAM. MYRICACEAE: *Myrica*.
FAM. MYRSINACEAE: *Ardisia*, *Gentlea*, *Heberdenia*, *Myrsine*, *Parathesis*, *Synardisia*, *Yunckeria*.
FAM. MYRTACEAE: *Calyptranthes*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Myrcianthes*.
FAM. NYSSACEAE: *Nyssa*.
FAM. OLEACEAE: *Fraxinus*, *Osmanthus*.
FAM. ONAGRACEAE: *Fuchsia*, *Lopezia*.
FAM. OROBANCHACEAE: *Epifagus*.
FAM. OXALIDACEAE: *Oxalis*.
FAM. PAPAVERACEAE: *Bocconia*.
FAM. PASSIFLORACEAE: *Passiflora*.
FAM. PHYTOLACCACAE: *Phytolacca*.
FAM. PIPERACEAE: *Peperomia*, *Piper*.
FAM. POLEMONIACEAE: *Cobaea*.
FAM. POLYGALACEAE: *Monnina*, *Polygala*.
FAM. POLYGONACEAE: *Coccoloba*, *Muehlenbeckia*.
FAM. PROTEACEAE: *Roupala*.
FAM. RAFFLESIACEAE: *Mitrastemon*.
FAM. RHAMNACEAE: *Berchemia*, *Rhamnus*.
FAM. ROSACEAE: *Agrimonia*, *Alchemilla*, *Guamatela*, *Photinia*, *Prunus*, *Rubus*.
FAM. RUBIACEAE: *Anisomeris*, *Bouvardia*, *Cephaëlis*, *Chiococca*, *Chione*, *Coccocypselum*, *Crusea*, *Deppea*, *Didymaea*, *Eizia*, *Faramea*, *Genipa*, *Glossostipula*, *Gonzalagunia*, *Hamelia*, *Hillia*, *Hintonia*, *Hoffmannia*, *Manettia*, *Mitchella*, *Nertera*, *Oldenlandia*, *Omiltemia*, *Palicourea*, *Psychotria*, *Randia*, *Relbunium*, *Rondeletia*, *Sommera*.
FAM. RUTACEAE: *Choisya*, *Peltostigma*, *Zanthoxylum*.
FAM. SABIACEAE: *Meliosma*.
FAM. SALICACEAE: *Populus*.
FAM. SAPOTACEAE: *Dipholis*.
FAM. SAXIFRAGACEAE: *Deutzia*, *Hydrangea*, *Philadelphus*, *Phyllonoma*.
FAM. SCROPHULARIACEAE: *Alonsoa*, *Calceolaria*, *Castilleja*, *Gibsoniothamnus*, *Hemichaena*, *Lamourouxia*, *Leucocarpus*, *Lophospermum*, *Melasma*, *Rhodochiton*, *Russelia*, *Tetranema*, *Uroskinnera*.
FAM. SCHISANDRACEAE: *Schisandra*.
FAM. SIMAROUBACEAE: *Picramnia*.
FAM. SOLANACEAE: *Brunfelsia*, *Capsicum*, *Cestrum*, *Cyphomandra*, *Juanulloa*, *Leucophysalis*, *Lycianthes*, *Markea*, *Physalis*, *Schultesianthus*, *Solandra*, *Solanum*, *Witheringia*.
FAM. STAPHYLEACEAE: *Staphylea*, *Turpinia*.

FAM. STERCULIACEAE: *Chiranthodendron*, *Reevesia*.
FAM. STYRACACEAE: *Styrax*.
FAM. SYMPLOCACEAE: *Symplocos*.
FAM. THEACEAE: *Cleyera*, *Freziera*, *Laplacea*, *Symplococarpon*, *Ternstroemia*.
FAM. THYMELAEACEAE: *Daphnopsis*.
FAM. TILIACEAE: *Heliocarpus*, *Tilia*, *Triumfetta*.
FAM. TOVARIACEAE: *Tovaria*.
FAM. TROPAEOLACEAE: *Tropaeolum*.
FAM. ULMACEAE: *Celtis*, *Trema*, *Ulmus*.
FAM. UMBELLIFERAE: *Arracacia*, *Coaxana*, *Hydrocotyle*, *Neonelsonia*, *Sanicula*, *Spananthe*.
FAM. URTICACEAE: *Boehmeria*, *Lozanella*, *Myriocarpa*, *Phenax*, *Pilea*, *Urera*, *Urtica*.
FAM. VALERIANACEAE: *Valeriana*.
FAM. VERBENACEAE: *Aegiphila*, *Citharexylum*, *Lippia*.
FAM. VIOLACEAE: *Hybanthus*, *Viola*.
FAM. VITACEAE: *Cissus*, *Parthenocissus*, *Vitis*.
FAM. WINTERACEAE: *Drimys*.

ANGIOSPERMAE: MONOCOTYLEDONEAE

FAM. AMARYLLIDACEAE: *Agave*, *Beschorneria*, *Bomarea*.
FAM. ARACEAE: *Anthurium*, *Arisaema*, *Monstera*, *Philodendron*, *Spathiphyllum*, *Syngonium*, *Xanthosoma*.
FAM. BROMELIACEAE: *Billbergia*, *Catopsis*, *Fosterella*, *Greigia*, *Guzmania*, *Hohenbergiopsis*, *Pitcairnia*, *Tillandsia*, *Vriesea*.
FAM. BURMANNIACEAE: *Apteria*, *Dictyostega*, *Gymnosiphon*.
FAM. COMMELINACEAE: *Callisia*, *Cymbispatha*, *Gibasis*, *Tinantia*, *Tradescantia*, *Tripogandra*.
FAM. CYCLANTHACEAE: *Carludovica*.
FAM. CYPERACEAE: *Carex*, *Rhynchospora*, *Scleria*, *Uncinia*.
FAM. DIOSCOREACEAE: *Dioscorea*.
FAM. GRAMINEAE: *Arthrostylidium*, *Aulonemia*, *Bromus*, *Chusquea*, *Danthonia*, *Echinolaena*, *Festuca*, *Gouinia*, *Ichnanthus*, *Isachne*, *Lasiacis*, *Oplismenus*, *Panicum*, *Pharus*, *Pseudechinolaena*, *Rhipidocladum*, *Setaria*, *Triniochloa*, *Zeugites*.
FAM. IRIDACEAE: *Trimezia*.
FAM. LILIACEAE: *Maianthemum*, *Smilax*.
FAM. MARANTACEAE: *Calathea*.
FAM. MUSACEAE: *Heliconia*.
FAM. ORCHIDACEAE: *Acineta*, *Alamania*, *Amparoa*, *Arpophyllum*, *Artorima*, *Aspidogyne*, *Barbosella*, *Brassia*, *Bulbophyllum*, *Calanthe*, *Campylocentrum*, *Chondrorhyncha*, *Chysis*, *Coelia*, *Comparettia*, *Cranichis*, *Cyclopogon*, *Cymbiglossum*, *Dichaea*, *Dryadella*, *Elleanthus*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Gongora*, *Goodyera*, *Govenia*, *Habenaria*, *Helleriella*, *Hexisea*, *Hintonella*, *Homalopetalum*, *Isochilus*, *Jacquiniella*, *Kefersteinia*, *Kreodanthus*, *Lacaena*, *Laelia*, *Leochilus*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Liparis*, *Lockhartia*, *Lycaste*, *Macroclinium*, *Malaxis*, *Masdevallia*, *Maxillaria*, *Mexicoa*, *Mormodes*, *Myoxanthus*, *Nidema*, *Oerstedella*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*, *Osmoglossum*, *Pachyphyllum*, *Palumbina*, *Papperitzia*, *Pelexia*, *Phragmipedium*, *Platystele*, *Platythelis*, *Pleurothalis*, *Ponera*, *Ponthieva*, *Prescottia*, *Psilochilus*, *Restrepia*, *Rhynchostele*, *Rodriguezia*, *Rossioglossum*, *Scaphyglottis*, *Schiedeella*, *Sigmatostalix*, *Sobralia*, *Stanhopea*, *Stelis*, *Stenorrhynchos*, *Trichocentrum*, *Trichopilia*, *Trichosalpinx*, *Xylobium*.
FAM. PALMAE: *Brahea*, *Chamaedorea*, *Geonoma*.
FAM. ZINGIBERACEAE: *Costus*, *Renealmia*.

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:45-64

FENOLOGIA FLORAL DE UNA COMUNIDAD ARIDO-TROPICAL DE BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO

JOSE LUIS LEON DE LA LUZ
ROCIO CORIA BENET
MINERVA CRUZ ESTRADA

División de Biología Terrestre
Centro de Investigaciones Biológicas
del Noroeste, S. C.
Apdo. Postal 128
2300, La Paz, Baja California Sur
México

RESUMEN

Se efectuó un estudio fenológico floral en una comunidad vegetal cercana a la costa del Mar de Cortés, en el sur de Baja California Sur, México. El sitio se ubica en los límites de dos provincias fitogeográficas: la Región del Cabo, de características árido-tropicales y el Desierto Sonorense. Entre otras particularidades, en la localidad se presenta un patrón de lluvias bimodal, con máximas correspondientes a los períodos de verano y de invierno.

En 200 ha de superficie se registró por dos años la presencia y ausencia de floración en 136 especies de plantas vasculares, agrupadas de acuerdo con su forma de crecimiento en: 13 árboles, 46 arbustos, 52 herbáceas (37 anuales y 15 perennes), 11 suculentas, 11 trepadoras, y 3 parásitas. Los mismos taxa se ubicaron, atendiendo a su respuesta de floración en tres clases: a) inducida por la precipitación pluvial (60); b) fuera de la temporada de lluvias (46); y c) con patrón irregular o sostenido (30). El espectro de floración en los dos ciclos de observación muestra que las especies leñosas, como grupo, se mantuvieron en flor durante todo este período. La sincronía en la floración de las especies en el sitio de estudio parece ser inferior a la registrada en una comunidad subtropical en la costa mexicana contigua.

ABSTRACT

A flowering phenology study was carried out in a plant community close to the Gulf of California coast in the southern part of Baja California Sur, Mexico. The area is located on the border between two phytographical provinces: the Cape Region of arid-tropical features and the Sonoran Desert. Among several characteristics, the site presents a bimodal rain pattern, the maxima corresponding to the late summer and winter seasons.

For two years the presence-absence of flowers of 136 species of vascular plants were registered in an area of 200 hectares. Species were grouped according to their life forms in: 13 trees; 46 shrubs, 52 herbs (37 annuals, and 15 perennials), 11 succulents, 11 climbing vines and 3 parasites. The same taxa were grouped according to their flowering response in three classes: a) flowering induced by the rainy season (60); b) flowering in the dry season (46); and c) species of irregular or maintained flowering pattern (30). The flowering spectrum obtained from two years of observation shows that the woody species, as a group, exhibit flowers all the year. Flower synchrony at the study site seems to be less pronounced than that reported from a subtropical plant community on the near coast of mainland Mexico.

INTRODUCCION

Los estudios de fenología floral cubren varios tópicos (Rathcke y Lacey, 1985). Se ha tratado de probar que la incidencia y la intensidad de la floración modula selectivamente variables como la abundancia de fauna (polinizadores y sus predadores), así como la competencia intra e interespecífica de insectos por polen y néctar (Waser, 1979; Thomson, 1980; Zimmerman, 1987; Gross y Werner, 1983; Fenster, 1991). Adicionalmente, se ha abordado el efecto que los factores ambientales ejercen sobre este evento (Hodgkin y Quinn, 1978; Dieringer, 1991); las interacciones mutualistas planta-insecto (Waser y Real, 1979; Herrera, 1993; Scott et al., 1993); y la relación entre la dispersión de polen y el entrecruzamiento genético de los vegetales (Waller, 1979).

Los aspectos fenológicos de las comunidades vegetales que componen la península de Baja California son todavía poco conocidos en cualesquiera de sus tópicos. Debido a la baja predictibilidad de las lluvias, la producción primaria en ecosistemas propios de climas áridos y semiáridos se presenta si bien con regularidad, no con la misma intensidad en cada uno de los ciclos anuales. En estas comunidades el papel de la temperatura ambiental parece ser menos evidente que el de la precipitación estacional, actual o previa inmediata.

La fenología vegetativa (botones foliares y posteriormente hojas, ramillas, tallos y corteza) de individuos perennes se encuentra íntimamente relacionada con la disponibilidad de agua como factor causal del proceso de síntesis (Lieberman y Lieberman, 1984; Fanjul y Barradas, 1987), su aparición es relativamente fácil de predecir en corto o mediano plazo. Por el contrario, la fenología reproductiva o floral (desarrollo de flores y frutos) depende de la compleja interacción de una serie de factores endógenos y exógenos aún no bien documentados, como temperatura ambiental, fotoperíodo, humedad ambiental y otros (Opler et al., 1976; Bazzaz et al.; 1979, Bullock, 1986; Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1988). En las plantas anuales, mientras exista agua disponible, el desarrollo y los estadíos fenológicos son continuos a partir de su germinación; la floración y fructificación pueden concebirse como el resultado de la madurez del individuo, pero son también moduladas por factores del medio (Inouye, 1991).

El objetivo de esta investigación es el de conocer el patrón de floración en una comunidad que posee características áridas y tropicales, referida localmente como matorral sarcocaule (Anónimo, 1980). El presente estudio forma parte de otro más amplio que pretende caracterizar la flora y vegetación del sector meridional de Baja California Sur.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del sitio

El área de estudio se localiza en el borde de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, a 24°05'N y 110°21'W. Se trata de un predio conocido localmente como "El Comitán", que ocupa 200 ha de superficie. La vegetación puede considerarse poco alterada.

Geomorfológicamente esta localidad se ubica dentro de una planicie costera aluvial, formada a partir del Pleistoceno por el acarreo y deposición de fragmentos de rocas graníticas, provenientes de la actividad erosiva en la Sierra de La Laguna (Hammond,

1954). El área pertenece a un amplio valle (de La Paz), caracterizado entre otras cosas por la abundancia de arroyos superficiales que sólo conducen agua después de lluvias copiosas y que ocasionalmente la descargan a la Bahía de La Paz; uno de éstos cruza diagonalmente el sitio de estudio. El suelo es del tipo yermosol háplico, con horizontes débilmente diferenciados, muy pobre en materia orgánica, de textura arenosa (Anónimo, 1981).

El sitio se ubica en los límites de comunidades vegetales bien diferenciadas, comparte atributos de matorrales xerófilos y de bosques secos tropicales, tanto en su fisonomía como en su composición florística (Shreve, 1937, 1951; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1960, 1980; Rzedowski, 1978; Anónimo, 1980).

Clima

De acuerdo con García (1973), el clima es del tipo BW(h')hw(e); es decir, muy árido, seco, cálido, con precipitación invernal inferior a 10% del total anual, el invierno es fresco, pero no se registran heladas. Enero y agosto presentan temperaturas promedio extremas (fría y cálida), de 18° y 30°C respectivamente. Los datos de la estación meteorológica de La Paz (47 años) revelan niveles máximos de 460 mm de precipitación total anual y mínimos de sólo 20 mm, el promedio es de 180 mm.

Aunque puede considerarse que existe una sola temporada de lluvias, de agosto a febrero, la graficación mensual muestra una curva bimodal (los picos corresponden a septiembre y enero). Si bien las precipitaciones del verano descargan mayores cantidades de agua que las invernales, ésta se infiltra al suelo en bajas proporciones, pues debido al carácter "monzónico" de la temporada, su contenido es vertido copiosamente, el agua corre con rapidez por la escorrentía hacia los arroyos y eventualmente al mar; en añadidura, las altas temperaturas prevalecientes en el verano favorecen una activa evaporación desde el suelo. De manera opuesta, los menores niveles de precipitación de las lluvias invernales (conocidas localmente como equipatas), derivadas del encuentro de masas de aire frío (de origen boreal) con masas tropicales húmedas, permiten un tipo de precipitación suave, que facilita la infiltración de agua al suelo. Además, las relativamente bajas temperaturas de esa temporada abaten la evaporación de la misma y la transpiración de las plantas. De esta manera, el agua parece ser mejor aprovechada por los vegetales que en el primer caso.

El período de sequía, de marzo a julio, se caracteriza por los elevados niveles de radiación solar que favorecen la incidencia de las mayores temperaturas ambientales del año (hasta 44°C a resguardo). El período comprendido entre los dos picos de precipitación, octubre a diciembre, es significativamente menos cálido que el primero (hasta 34°C a resguardo).

Condiciones topográficas

Ubicada dentro de una planicie costera aluvial, la comunidad vegetal estudiada se encuentra en dos condiciones topográficas: La más restringida en superficie se ubica en los márgenes de los arroyos o torrenteras; aquí los componentes arbóreos son más robustos y tienden a retener las hojas por más tiempo que en la otra condición, lo que puede atribuirse a la mayor disponibilidad de agua bajo la superficie del mismo cauce.

Además, bajo ese dosel, el microambiente que se crea permite que las especies anuales, y perennes de consistencia herbácea, prolonguen su ciclo de vida en relación con las encontradas en los sitios expuestos. La segunda condición topográfica, más extendida en superficie, es la planicie aluvial, en donde el espaciamiento entre los individuos es mayor y su cobertura es notoriamente menor, en relación con aquellos ubicados en el borde de los arroyos.

Métodos

Durante 1988 y 1989 se efectuaron recorridos mensuales a pie a través de rutas establecidas, que incluyeron el lecho del arroyo y tres transectos sobre la planicie aluvial, además de otros sitios ocasionales. Se elaboró una lista florística, en la cual se registraba la presencia y/o ausencia de especies en floración. La nomenclatura florística seguida es la de Wiggins (1980), salvo algunas actualizaciones; el material colectado se depositó en el herbario de la institución de los autores (HCIB).

Las especies se ordenaron de acuerdo con la forma de vida de sus componentes, como se indica en el Cuadro 1. Un mínimo de 5 individuos con flores para cada especie se consideró suficiente para acreditar el registro.

Con la intención de caracterizar cuantitativamente a las especies más importantes de los estratos arbóreo y arbustivo en la planicie aluvial, se censaron ocho transectos de 25 m de largo, en los que se consideró a las perennes con un diámetro basal > 1 cm en una franja de 5 m de ancho (8 x 25 x 5 = 1000 m^2); el análisis consistió en obtener los valores relativos de densidad, altura, frecuencia y cobertura sugeridos por Brower y

Cuadro 1. Formas de crecimiento consideradas de la flora de "El Comitán", Municipio de La Paz, Baja California Sur, México. Se indica también el porcentaje de las mismas formas en relación con su respuesta a la floración (1, 2, y 3, ver texto en resultados).

Total			Clase (%) 1	2	3
Arboles	Ar	13	15.3	69.2	15.3
Arbustos	Ab	46	30.4	41.3	28.2
Herbáceas perennes	Hp	15	33.3	26.6	40.6
Herbáceas anuales	Ha	37	77.2	12.7	10.0
Suculentas	S	11	9.0	72.7	18.1
Trepadoras	T	11	81.8	22.2	0
Parásitas	Pa	3	33.3	33.3	33.3
Total de especies		136	44.1	33.9	22.0
Géneros	111				
Familias	43				

Zar (1977, pp. 81-86) para jerarquizar a las especies con base en su índice de valor de importancia (IVI). Para tener una idea cuantitativa de la cuantía de las especies anuales de verano e invierno, se utilizó la técnica de transectos señalada por Brower y Zar (1977, pp. 75-80), inventariando 5 líneas de 25 m de largo, que cubren microhabitats protegidos bajo el dosel arbustivo, así como márgenes de arroyo sin menoscabo de las áreas expuestas. La técnica se aplicó en los mismos sitios en el invierno de 1990 y en el verano de 1991, cuando se presentó suficiente lluvia para manifestar la germinación y desarrollo de estas formas de crecimiento.

RESULTADOS

En el área de estudio se encontró un total de 136 especies de angiospermas. Este número podría interpretarse como representativo de una flora poco variada; sin embargo, el trabajo de colecta que los autores están realizando en la región del Cabo ha permitido encontrar 486 especies para el matorral sarcocaule, mismo en el que se adscribe el predio de estudio.

En el Cuadro 2 se enumeran las plantas perennes (leñosas y semileñosas) más importantes en la comunidad de acuerdo con su IVI. El área mínima para el conjunto de las arbóreas y arbustivas se estimó entre 800 y 1000 m^2. En el Cuadro 3 se presenta una lista de las especies herbáceas de verano e invierno encontradas en esta comunidad mediante el muestreo de transectos.

Cuadro 2. Algunos atributos estructurales de las especies perennes de "El Comitán", Baja California Sur, México. Sólo individuos sexualmente maduros y con más de un centímetro de diámetro en la base del tallo fueron considerados en el muestreo. Los datos se obtuvieron midiendo individuos de todas las especies comprendidas dentro de una hectárea. El IVI fue obtenido de acuerdo con Brower y Zar (1977).

Nombre	Frecuencia	Número indiv.	Cobertura (m^2)	Altura (m)	IVI %
Stenocereus gummosus	1.000	58	3.28	1.35	30.9
Prosopis articulata	0.875	22	8.89	3.05	25.3
Fouquieria diguetii	1.000	16	8.74	3.11	24.1
Opuntia cholla	1.000	34	1.25	1.21	24.1
Jatropha cinerea	0.875	23	4.02	2.15	20.5
Krameria paucifolia	0.875	31	3.14	0.90	20.5
Olneya tesota	0.125	2	12.62	4.85	18.7
Cercidium praecox	0.125	2	13.21	4.05	17.8
Jatropha cuneata	0.75	23	3.17	1.40	17.7
Bursera microphylla	0.625	6	8.08	2.93	17.3
Bursera epinnata	0.125	1	10.94	3.40	14.8
Pachycereus pringlei	0.5	10	1.06	4.33	14.7
Atamisquea emarginata	0.625	10	4.60	1.83	14.3
Cercidium peninsulare	0.125	1	10.88	2.90	13.9

Cuadro 2. Continuación.

Nombre	Frecuencia	Número indiv.	Cobertura (m^2)	Altura (m)	IVI %
Stenocereus thurberi	0.5	6	5.84	2.10	13.4
Maytenus phyllanthoides	0.375	3	7.00	2.53	13.1
Cyrtocarpa edulis	0.625	8	2.20	1.64	11.5
Lophocereus schottii	0.375	4	4.35	2.22	10.9
Lycium brevipes	0.5	7	2.34	1.58	10.4
Melochia tomentosa	0.25	2	4.87	2.55	10.2
Colubrina glabra	0.125	1	5.98	2.30	9.5
Pedilanthus macrocarpus	0.375	12	0.77	0.80	8.5
Caesalpinia placida	0.125	2	2.58	2.37	7.4
Agave datylio	0.25	14	0.13	0.43	7.2
Caesalpinia californica	0.125	1	2.61	2.05	6.5
Condalia globosa	0.25	3	2.57	1.03	6.4
Abutilon californicum	0.25	2	0.24	1.05	4.5
Ruellia peninsularis	0.25	2	0.46	0.88	4.3
Euphorbia eriantha	0.125	1	0.23	0.50	2.4
Ferocactus peninsulae	0.125	1	0.03	0.35	1.8

La figura 1 ilustra el patrón de floración de las 136 especies agrupadas por formas de vida y el de las lluvias incidentes registradas en la estación meteorológica más cercana durante 1988 y 1989. En esta figura, algunas de las formas de crecimiento diferenciadas en el Cuadro 1 se resumieron para aspectos prácticos; así, las "herbáceas" comprenden a las anuales, trepadoras semi-leñosas, trepadoras anuales, herbáceas perennes y a las parásitas.

Cuadro 3. Indices de valor de importancia (IVI) de las especies anuales de verano (1991) y de invierno (1991-1992), en una comunidad árido-tropical del sur de Baja California Sur. El IVI se obtuvo a partir de 5 transectos de 25 m c/u en cada período señalado, en el mismo sitio. Nótese que la riqueza de especies es mayor durante el invierno, y que algunas son compartidas.

PERIODO DE LLUVIAS DE VERANO (1991)

Especie	Frecuencia	Densidad	Cobertura	IVI
Euphorbia polycarpa	0.440	0.216	0.008	0.664
Cenchrus palmeri	0.240	0.384	0.003	0.627
Trianthema portulacastrum	0.360	0.128	0.005	0.493
Boerhaavia xantii	0.160	0.280	0.005	0.445
Panicum hirticaule	0.240	0.088	0.108	0.436
Bouteloua aristidoides	0.120	0.112	0.003	0.235

Cuadro 3. Continuación.

PERIODO DE LLUVIAS DE INVIERNO (1991-1992)

Especie	Frecuencia	Densidad	Cobertura	IVI
Perityle incompta	0.600	1.320	0.132	2.052
Cenchrus palmeri	0.720	0.928	0.176	1.824
Sphaeralcea coulteri	0.770	0.672	0.063	1.505
Cryptantha grayi	0.560	0.440	0.029	1.029
Bouteloua aristidoides	0.360	0.144	0.038	0.542
Euphorbia polycarpa	0.240	0.192	0.044	0.476
Bouteloua annua	0.240	0.096	0.036	0.372
Aristida shiedeana	0.160	0.032	0.007	0.199
Datura discolor	0.080	0.016	0.008	0.104
Amsinckia intermedia	0.080	0.040	0.001	0.121
Muhlenbergia microsperma	0.080	0.016	0.001	0.097
Mentzelia aspera	0.020	0.008	0.005	0.033

El Cuadro 4 constituye un resumen numérico de los eventos fenológicos reproductivos (floración: F; fructificación: Fr) desglosados por mes y por las formas de vida consideradas. Se anotan también datos de temperatura y precipitación de una estación meteorológica cercana (La Paz). La figura 2 señala en forma gráfica la marcha anual del fenómeno a nivel de toda la comunidad. Nótese que sólo a mediados y finales de año el número de especies en fructificación es ligeramente superior al correspondiente a las que se encontraron en floración.

Considerando los factores que intervienen en la inducción de su floración y la duración de ésta ante la disponibilidad de agua, las 136 especies se agruparon en tres grandes rubros. Para dar una idea de lo complejo que puede ser la clasificación de la flora con base en la temporada del año en que sus componentes manifiestan su fenología reproductiva, basta revisar el trabajo de Croat (1975), quien divide a las 1253 especies de una comunidad tropical caducifolia de Centroamérica en 27 clases o tipos de estacionalidad. En el Cuadro 1 también se indica la proporción relativa de las especies que se ubican en cada una de las tres categorías, que son:

1. **Floración inducida por las lluvias**. Como efecto de la incidencia de la precipitación pluvial estas especies presentan una rápida respuesta de floración, e inclusive de formación de estructuras vegetativas. Dentro de la clase caben, desde luego, las especies anuales, las herbáceas que se mantienen latentes en bulbos y raíces, varias leñosas y casi todas las trepadoras. Las que son estrictamente anuales inician su ciclo de vida en condiciones de disponibilidad de ciertos niveles mínimos de agua en el suelo, generalmente las ubicadas en sitios con sombra pueden alargar la floración y fructificación durante dos o tres meses. Shreve (1951) distinguió entre las anuales del Desierto Sonorense las "efímeras de invierno" y las "efímeras de verano", clasificación que hace alusión a las que en mayor proporción aparecen en la temporada referida en respuesta a las precipitaciones, sin excluir totalmente su presencia en la otra.

2. **Floración en la temporada de sequía**. Comprende casi integramente especies leñosas que desarrollan sus flores y frutos, de manera preferente durante la temporada

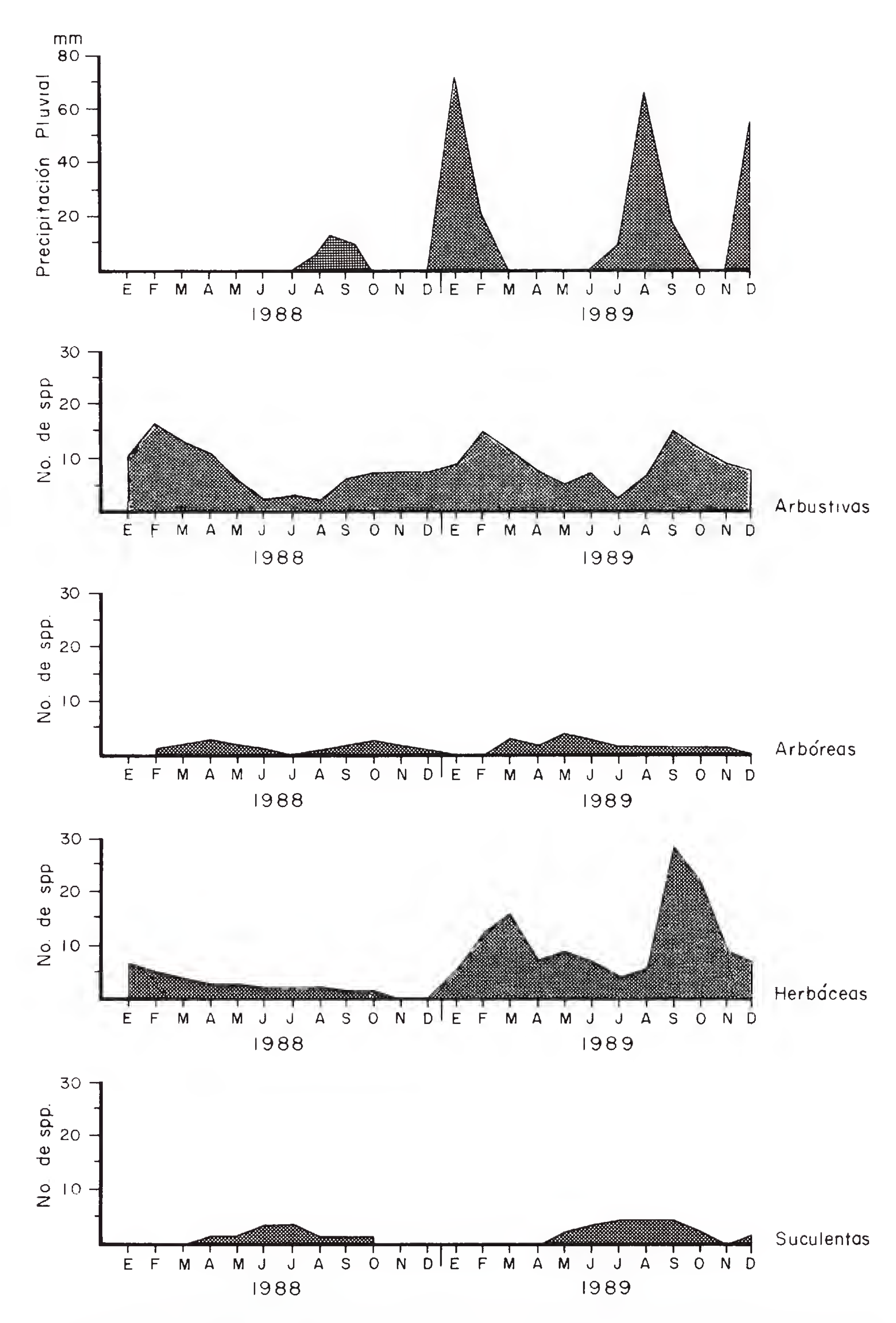


Fig. 1. Espectro de la floración de las especies de plantas vasculares de "El Comitán" en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, para los años de 1988 y 1989. Nótese que 1988 correspondió a un año extremadamente seco, mientras que 1989 muestra el típico patrón bimodal. Dentro de la categoría de herbáceas caben las perennes, anuales y parásitas (ver texto).

Cuadro 4. Resumen de los eventos fenológicos reproductivos de la comunidad de "El Comitán", B.C.S. Se anota a manera de promedio el número de especies en floración (Fl) y fructificación (Fr) que pudieran encontrarse en cada mes del año de acuerdo con las condiciones climáticas estándar, tal y como se anotan en las dos primeras columnas de la izquierda. Las especies se han integrado en las siguientes formas de vida o crecimiento: Ar árboles; Ab arbustos; Hp herbáceas perennes; Ha herbáceas anuales; S suculentas (agaves y cactos); Pa parásitas; T trepadoras.

Pp (mm)	T (ºC)	Mes	Evento fenológico	Ar	Ab	Hp	Ha	S	Pa	T	TOTAL
			Fl	0	16	7	11	0	0	0	34
17.2	17.0	Enero	Fr	1	6	4	6	1	2	2	22
			Fl	2	21	8	18	0	0	1	50
4.2	17.7	Febrero	Fr	0	15	7	13	0	0	0	35
			Fl	5	16	8	18	1	1	0	49
3.5	19.9	Marzo	Fr	2	20	8	18	1	0	0	49
			Fl	6	15	4	11	3	1	0	40
1.0	21.9	Abril	Fr	5	14	8	6	1	1	0	35
			Fl	4	11	3	7	5	1	2	33
1.0	24.1	Mayo	Fr	6	12	4	11	2	1	0	36
			Fl	2	7	3	4	6	1	2	25
1.0	26.5	Junio	Fr	4	10	3	7	3	1	2	30
			Fl	3	5	3	6	10	1	3	31
16.3	29.3	Julio	Fr	2	6	3	3	5	1	3	23
			Fl	3	9	4	7	7	0	4	34
10.6	29.6	Agosto	Fr	2	7	4	4	10	1	3	31
			Fl	2	15	8	23	5	0	6	59
53.3	29.0	Sept.	Fr	4	10	5	8	9	0	3	39
			Fl	3	15	7	20	1	0	5	51
12.9	26.0	Octubre	Fr	2	10	8	21	7	0	6	54
			Fl	2	11	5	6	0	2	3	29
8.9	21.9	Nov.	Fr	3	8	5	14	3	0	5	38
			Fl	1	10	5	6	1	2	2	27
19.1	18.5	Dic.	Fr	2	14	5	9	0	2	3	35

seca y cálida (marzo-julio), y en menor grado en la más fresca (octubre- diciembre). La aparición de órganos reproductores sexuales de las especies de esta clase es altamente predecible, por no responder directamente a la incidencia de las lluvias. Es posible que el patrón y los niveles de precipitación pluvial de la temporada previa participen en cierta medida en la intensidad de la floración en los años de observación, como ha demostrado Beatley (1974) en especies leñosas de ambientes desérticos y Keeley (1987) para ciertas plantas del chaparral. Ambos autores coinciden en que, al menos en esas comunidades, la influencia ambiental del patrón térmico y la fotoperiodicidad pueden tener también incidencia como agentes disparadores y reguladores de los procesos fenológicos.

Siendo la lluvia un factor climático de difícil predictibilidad, la regularidad de la floración y fructificación de las especies que pertenecen a esta categoría es de considerable importancia en el sostenimiento de la fauna de la localidad. La significación del hecho se magnifica al considerar que gran parte de estas plantas prolongan sus eventos fenológicos por varios meses, por ejemplo las cactáceas *Lophocereus schottii*, *Stenocereus thurberi*, *S. gummosus* y *Pachycereus pringlei*, así como el "mezquite" (*Prosopis articulata*), se mantienen en floración de dos a cinco meses, y en fructificación de uno a tres meses.

3. **Floración sostenida**. En esta clase caben especies leñosas y herbáceas perennes en las que es posible encontrar individuos en floración siguiendo un patrón irregular. Algunas de estas plantas producen órganos de reproducción sexual durante todo el año, otras en la mayor parte de los meses, y unas más en períodos poco predecibles.

Ante la precipitación, varias de estas plantas robustecen su floración y crecimiento vegetativo, tal es el caso de *Encelia californica* y *Melochia tomentosa*. Los individuos de *Bursera microphylla* (especie poligamodioica) presentan varios episodios de antesis, anteriores y posteriores al período de lluvias. La floración de *Fouquieria diguetii* ocurre generalmente a lo largo del año; su intensidad y duración podrían depender del nivel de las precipitaciones de las estaciones previas. En *Cyrtocarpa edulis*, el fenómeno en cuestión se presenta reiteradamente, hasta 2 ó 3 veces por individuo, dentro del período abril-septiembre.

DISCUSION

Este estudio permite revelar el comportamiento fenológico reproductivo de la comunidad en referencia al término de una prolongada sequía como lo fue el período 1985-1988, para posteriormente observar la conducta en un año cercano al promedio (1989).

De acuerdo con las gráficas de la figura 1, elaboradas a partir de las observaciones de los ciclos 1988 y 1989, se observa que el grupo señalado como "herbáceas" (la clase con mayor heterogeneidad en cuanto a formas de crecimiento) mostró durante el año seco de 1988 una tendencia paulatina a no manifestarse vegetativamente ante la carencia de agua, ya que la precipitación de ese verano (aproximadamente 20 mm) no alcanzó los niveles suficientes para evidenciar su presencia, mientras que gracias a las precipitaciones invernales del ciclo 1988-1989 estos componentes pudieron restablecerse notablemente. Esta observación concuerda con lo advertido por Beatley (1974), quien menciona que en el Desierto de Mojave (SW de Estados Unidos) se requieren niveles mayores de 25 mm de lluvia (de patrón invernal) para iniciar procesos fenológicos vegetativos y reproductivos

en las especies anuales. Sin embargo, los organismos leñosos pueden desarrollar hojas con cantidades de precipitación menores que la anterior.

El grupo de las plantas arbustivas tiene representantes en floración durante todo el año y es en el otoño y el invierno cuando se manifiesta su máximo. En las arbóreas, el fenómeno es casi continuo a través del ciclo anual. En ambos estratos se puede considerar que este largo intervalo observado puede ser resultado de dos estrategias: 1)

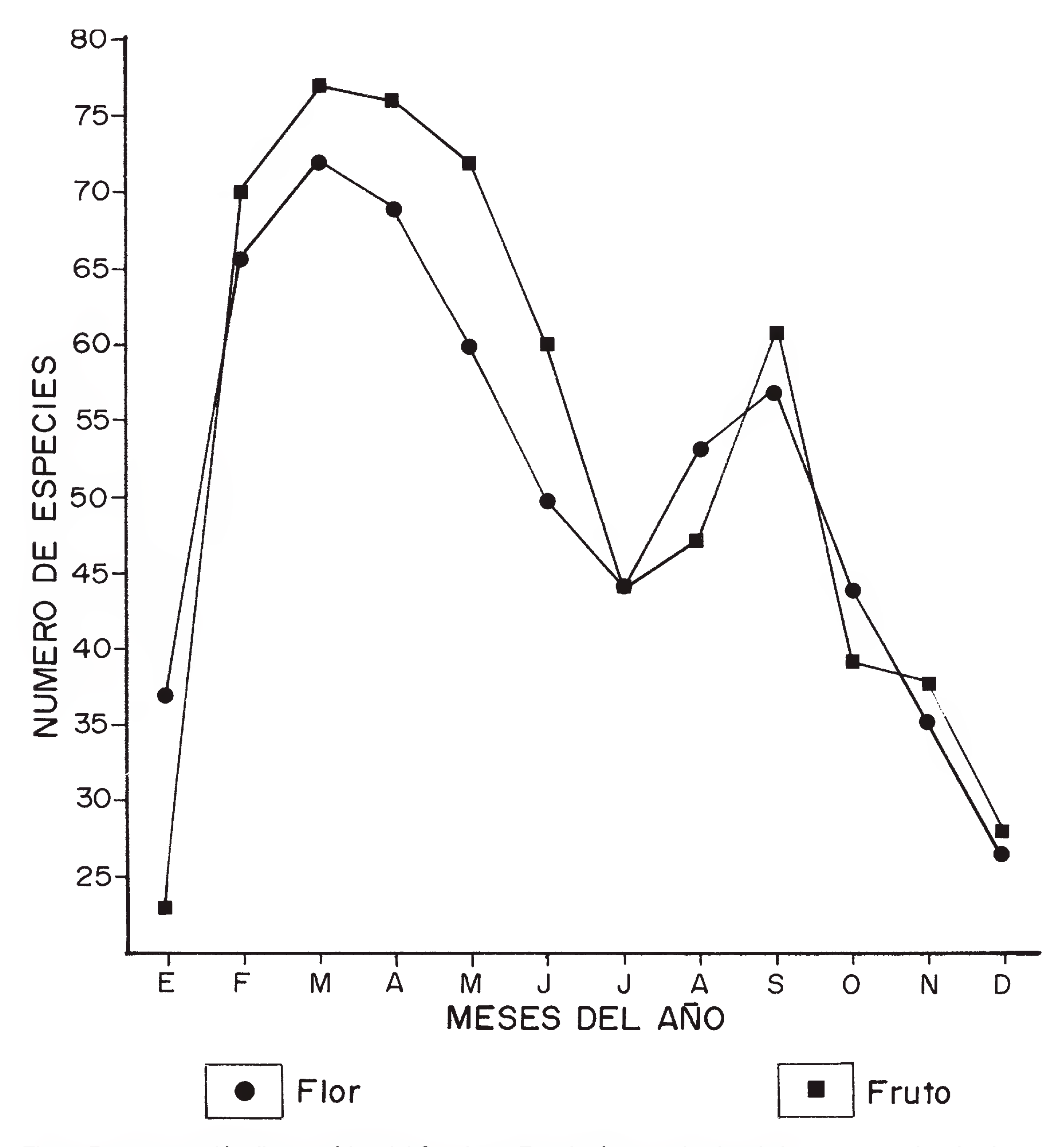


Fig. 2. Representación diagramática del Cuadro 4. Fenología reproductiva de las 136 especies de plantas vasculares de la comunidad de "El Comitán", Baja California Sur, México.

período individual continuo, con la floración de cada miembro de la especie "x" prolongándose por meses, con o sin pico de mayor sincronía (denominado "extended flowering" por Scott y Hews [1995]); un buen ejemplo es *Melochia tomentosa*; 2) período individual discontinuo, en el cual la época de floración de la especie "y" es la adición del lapso de cada uno de sus individuos, ya sea corto o bien largo, dando como resultado un relativamente extenso período fenológico para la especie; esta alternativa se ejemplifica con *Opuntia cholla*.

Sólo dos especies del grupo de las leñosas (árboles y arbustos) son francamente perennifolias, *Atamisquea emarginata* y *Maytenus phyllanthoides*; dos más lo son facultativamente, dependiendo de la humedad que puedan obtener del subsuelo: *Prosopis articulata* y *Olneya tesota*; el resto es francamente deciduo durante el período de marzo a julio (agosto).

Casi todas las suculentas presentan un solo período reproductivo en el año, su máximo se registra durante la temporada seca y cálida y el fenómeno se prolonga con menor frecuencia en la caliente y húmeda.

El número de especies anuales o efímeras encontradas, aplicando la técnica de muestreo de transectos, fue de 16, pero en la localidad, de acuerdo con el Cuadro 1, se registraron 37. Esta diferencia puede explicarse si se considera que casi la mitad de este último número corresponde a taxa raros o infrecuentes en el área de estudio.

Existen pocas investigaciones realizadas en comunidades vegetales semejantes que permitan una confrontación de resultados. Bullock y Solís-Magallanes (1990) trabajaron con el estrato arbóreo (108 especies) de una comunidad de selva baja caducifolia en la costa mexicana del Pacífico, en Chamela, Jalisco. Monitoreando por 42 meses, encontraron una elevada sincronía en la floración en ese estrato, misma que se presenta poco después de las primeras lluvias hacia la mitad del año; además, más de 50% de las especies se mantienen en floración por espacio de 1 a 2 meses, produciendo a la vez hojas y flores.

Al comparar el número de meses en que se encuentran en floración las especies leñosas (árboles, arbustos y cactáceas arborescentes) a través del ciclo anual en la comunidad estudiada por Bullock y Solís Magallanes con el presente trabajo (59 especies), es posible visualizar que la comunidad árido-tropical de El Comitán tiende a mantenerse en floración por mayor tiempo que la subtropical de Jalisco. Además, mientras que en la árido-tropical casi una cuarta parte de su flora de leñosas se mantiene en floración por más de 5 meses (correspondiendo a los individuos de la clase de floración larga y/o sostenida), en la subtropical prácticamente no existen especies que vayan más allá de ese mismo período. La figura 3 muestra tal comparación; no obstante cabe aclarar que las clases de observación no son exactamente de la misma magnitud (1 mes para este trabajo y 1.5 para la selva baja). Este hecho, aunado a la marcha anual de la floración, indicada en la figura 1, permite asentar que la concurrencia o sincronía en la floración es menos marcada en la comunidad vegetal de Baja California Sur que en la de Jalisco.

La fenología de una selva alta húmeda del sureste de México fue abordada por Carabias-Lillo y Guevara-Sada (1985), concluyendo, entre otros resultados, que tal bosque mantiene la presencia de flores y frutos prácticamente en la totalidad del año, pero identifican dos períodos de intensidad: la sequía de primavera y el inicio de las lluvias en verano. Ambos períodos son también los de mayor importancia para la vegetación de Baja California Sur.

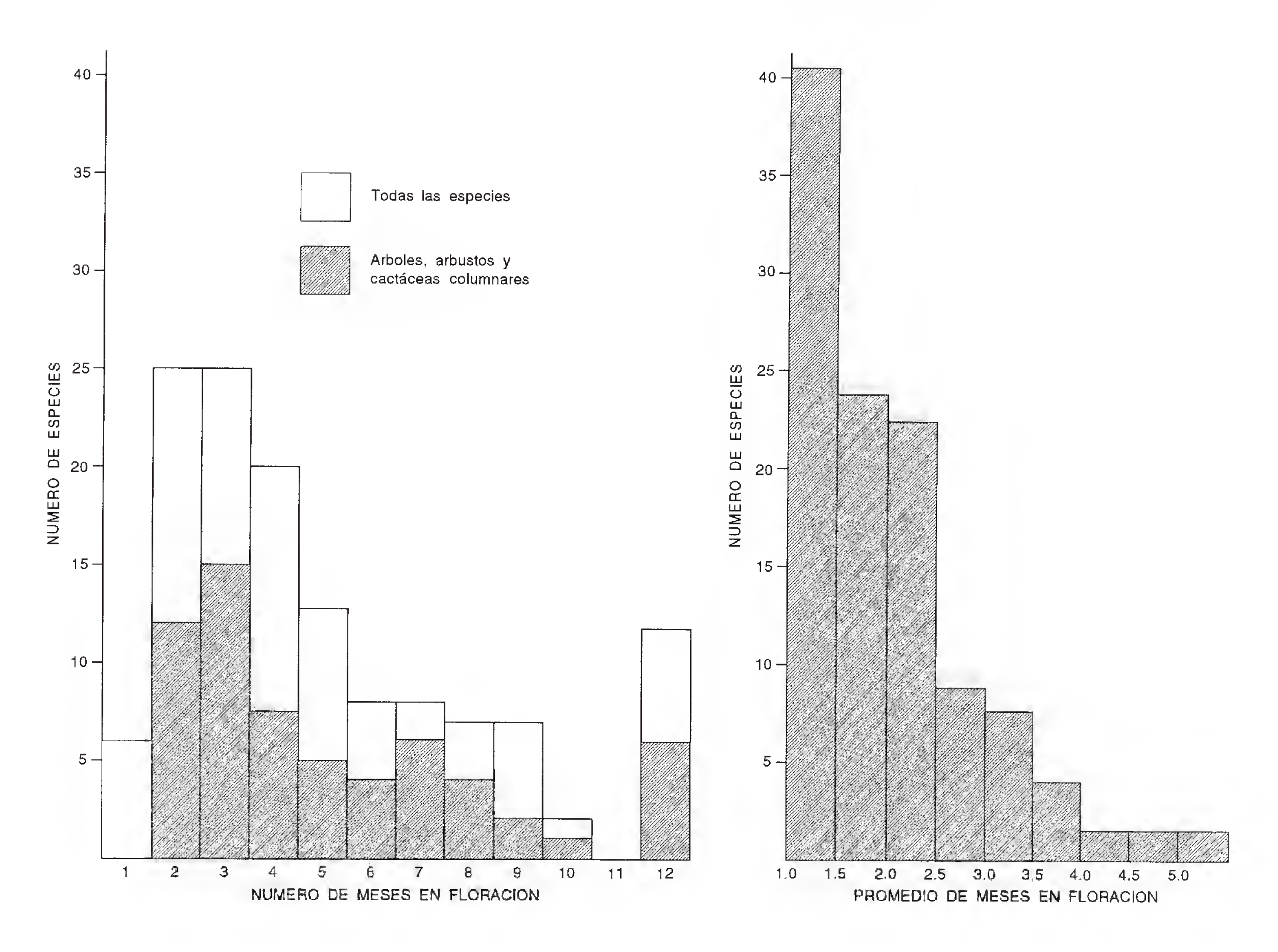


Fig. 3. Duración de la floración de los elementos de la comunidad del matorral árido-tropical de "El Comitán", Baja California Sur (24 meses de observación) y la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, (42 meses de observación, tomado de Bullock y Solís Magallanes, 1990). En "El Comitán" se muestra el promedio de floración para todas las especies; para Chamela, sólo se toman en cuenta las leñosas.

CONCLUSIONES

1. El patrón fenólogico de la comunidad árido-tropical de El Comitán difiere del correspondiente tropical caducifolio (de la costa de Jalisco), por la mayor persistencia y la baja sincronía de la floración. Las dos áreas se encuentran ligadas desde el punto de vista florístico (Lott, 1994) y también en términos de geología histórica (Gastil et al., 1976), pues se considera que sus respectivos sustratos todavía estaban unidos al inicio del Mioceno, aunque posteriormente quedaron separados a raíz de movimientos tectónicos.

2. El estudio fenológico floral de una comunidad como la aquí analizada, conlleva necesariamente a plantear interrogantes sobre los procesos reproductivos tanto a nivel de especie como de comunidad, mismos que cubren aspectos de: dispersión de semillas,

regeneración y reemplazo de especies. También, en un sentido más ecológico, resulta involucrado el automantenimiento de la misma comunidad; y en el evolutivo, el desarrollo de la misma.

Es un hecho ampliamente aceptado que la fecundación cruzada entre individuos con bajo nivel de parentesco (heterogamia) proporciona ventajas adaptativas a la población que la presenta en relación con una autogámica, ya que incrementa la variabilidad genética de los individuos formados (Lewis, 1979). Carpenter (1976) y Zimmerman (1987) sugieren que las tasas de fecundación cruzada son máximas al inicio o final del período de floración de una población, puesto que la distancia entre individuos, en ese estadío, encuentra su máximo probabilístico y la fertilización entre individuos estrechamente emparentados (generalmente los próximos entre sí) es menos posible.

Infortunadamente, los niveles de esta importante variante reproductiva no pueden ser inferidos para la comunidad estudiada con los métodos y resultados presentados. Por el contrario, es notable que muchos taxa tienden a mostrar alternativas de reproducción vegetativa en diversos grados, no obstante la activa, regular y viable producción de flores, frutos y semillas, respectivamente (León de la Luz y Domínguez, 1989; Nobel, 1977).

Van Devender (1987) señala que ciertas especies del Desierto Sonorense, como muchas suculentas y la dominante *Larrea tridentata*, tienden a persistir en sus respectivas comunidades gracias a su potencial de propagación vegetativa, ya que su reproducción por la vía sexual ha sido afectada por el agreste medio actual. Posiblemente esta última vía predominó en las poblaciones vegetales de la península de Baja California, y resto del Desierto Sonorense, durante las condiciones climáticas del Pleistoceno, consideradas más benignas que las actuales, ya que cada vez se aportan más pruebas de que el ambiente muy seco (como ahora es concebido) es relativamente reciente (Wells, 1974; Axelrod, 1979), del orden de unos pocos miles de años.

Spaulding y Graumlich (1986), basándose en un modelo climático, indican que en la parte norte del Desierto Sonorense se registraban niveles de lluvia superiores en más de 40% al actual, mientras que el promedio anual de la temperatura ambiental pudo haberse incrementado unos 4°C desde entonces, pero la principal discrepancia pudo haber recaido en el régimen de precipitación pluvial, pues estiman que éste era eminentemente invernal.

Así, el patrón fenológico-reproductivo actualmente exhibido por ciertas especies en nuestra área de estudio no parece tener una clara ventaja adaptativa; puede considerarse como un vestigio de épocas más benignas, cuando los niveles de humedad ambiental favorecerían la regeneración por semilla.

Estos aspectos deberán contemplarse en un futuro, tratados a nivel de cada especie, para proporcionar una mejor idea sobre el valor adaptativo del prolongado patrón fenológico floral seguido por las especies leñosas de la comunidad en referencia, misma que puede considerarse representativa de la cubierta vegetal propia de las superficies aluviales de Baja California Sur.

3. Esta investigación fue originada ante la necesidad de plantear alternativas de uso para la vegetación silvestre de Baja California Sur. La apicultura es una actividad poco representada en este estado y los resultados obtenidos muestran la existencia de recursos para tal actividad, suficientes para incentivar su establecimiento.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigacion fue llevada a cabo gracias a la ayuda económica de la Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP), y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), mediante el apoyo P020CCOR-904583. Agradecemos la enorme paciencia del editor y revisores anónimos de esta revista. La Biól. Heidi Romero S. participó en una fase temprana del trabajo.

LITERATURA CITADA

Anónimo. 1980. Carta de uso del suelo y vegetación 1: 100,000. Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México, D.F.

Anónimo. 1981. Carta edafológica 1: 100,000. Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México, D.F.

Axelrod, D. I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. Occasional Papers of the California Academy of Sciences. No. 132. 74 pp.

Bazzaz, F. A., R. W. Carlson y J. L. Harper. 1979. Contribution to the reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. Nature 279: 554-555.

Beatley, J. C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystem. Ecology 55: 856-863.

Brower, J. E. y J. H. Zar. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 194 pp.

Bullock, S. H. 1986. Observations and an experiment on synchronous flowering. Madroño 33(3): 223-224.

Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 22(1): 22-35.

Carabias-Lillo, J. y S. Guevara-Sada. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo R. (eds.). Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Ed. Alhambra Mexicana, México D.F. Vol. 2 pp. 27-78.

Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). Biotropica 7(4): 270-277.

Dieringer, G. 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 78: 497-503.

Fanjul, L. y V. L. Barradas. 1987. Diurnal and seasonal variation in the water relations in some deciduous and evergreen trees of a deciduous forest of the western coast of Mexico. Journal of Applied Ecology 24: 289-303.

Fenster, C. B. 1991. Selection on floral morphology by hummingbirds. Biotropica 23: 98-101.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. 2a. ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.

Gastil, G., D. Krummenacher, J. Dupont, J. Buchee, W. Jensky y D. Barthelmy. 1976. La zona batolítica del sur de Baja California y el occidente de México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 37: 84-90.

Gross, R. S. y P. A. Werner 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). Ecological Monographs 53: 96-117.

Hammond, E. H. 1954. A geomorphic study of the Cape Region of Baja California. University of California Press. Berkeley. 94 pp.

Herrera, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk mot pollinated violet. Ecological Monographs 63(3): 251-275.

Hodgkin, K. C. y J. A. Quinn. 1978. Environmental and genetic control of reproduction in *Danthonia caespitosa* populations. Australian Journal of Botany 26: 351-364.

Inouye, S. R. 1991. Population biology of desert annual plants. In: Polis, G. A. (ed.). The ecology of desert communities. The University of Arizona Press. Tucson. pp. 27-54.

Keeley, J. E. 1987. Fruit production patterns in the chaparral shrub *Ceanothus crassifolius*. Madroño 34(4): 273-282.

León de la Luz, J. L. y R. Domínguez. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. Acta Botánica Mexicana 14: 75-87.

Lewis, D. 1979. Sexual incompatibility in plants. Studies in Biology No. 10. Edward Arnold Publishing. 59 pp.

Lieberman, D. y M. Lieberman. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. Biotropica 16: 161-172.

Lott, E. J. 1994. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. Occasional Papers of the California Academy of Sciences No. 148. 60 pp.

Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds.). 1988. Plant reproductive ecology, patterns and strategies. Oxford University Press. Nueva York y Oxford. 344 pp.

Nobel, P. S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. Botanical Gazette 138: 1-6.

Opler, P. A., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. Journal of Biogeography 3: 231-236.

Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns in terrestrial plants. Annual Review in Ecology and Systematics 16: 179-214.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.

Scott, E. P., S. L. Buchman y M. K. O'Rourke. 1993. Evidence for mutualism between a flower-piercing carpenter bee and ocotillo: use of pollen and nectar by nesting bee. Ecological Entomology 18: 234-240.

Scott, P. E. y D. K. Hews. 1995. Mass flowering, breeding system and pollinator behavior in *Delphinium barbeyi*. Submmited to American Journal of Botany.

Shreve, F. 1937. Vegetation of the Cape Region of Baja California. Madroño 4: 105-113.

Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert. Carnegie Institution of Washington Publication. 591: 1-192.

Shreve, F. y I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. 2 vols. Stanford University Press. Stanford. 1740 pp.

Spaulding, W. G. y L. J. Graumlich. 1986. The last pluvial climatic episodes in the deserts of southwestern North America. Nature 320: 441-444.

Thomson, J. D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. Ecology 61: 572-579.

Van Devender, T. 1987. Holocene vegetation and climate in the Puerto Blanco mountains, southwestern Arizona. Quaternary Research 27: 51-72.

Waller, D. 1979. The relative cost of self- and cross-fertilized seeds in *Impatients capensis* (Balsaminaceae). American Journal of Botany 66: 313-320.

Waser, N. M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). Oecologia 39: 107-121.

Waser, N. M. y L. A. Real. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. Nature (London) 281: 670-672.

Wells, P. V. 1974. Post glacial origin of the present Chihuahuan desert less than 11,500 years ago. In: Wauer, R. H. y D. H. Riskind (eds.). Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert region, U.S.A. and Mexico. Nature Park Service. Washington. pp. 67-83.

Wiggins, I. L. 1960. The origin and relationships of the landflora. In: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Systematic Zoology 9: 148-165.

Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp.

Zimmerman, M. 1987. Reproduction in *Polemonium*: Competition for pollinators. Ecology 61: 497-501.

ANEXO 1

Fenología floral de la comunidad de "El Comitán" en Baja California Sur, (ver simbología al final).

EF	FV	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	PERIODO DE FLORACION	
1	Ab	Acanthaceae	*Carlowrightia californica*	Ene-Dic	
1	Ha	Acanthaceae	*Dicliptera resupinata*	Sep-May	
1	Ab	Acanthaceae	*Ruellia peninsularis*	Oct-Abr	
1	Ha	Aizoaceae	*Trianthema portulacastrum*	Jun-Nov	
1	Ha	Amaranthaceae	*Amaranthus palmeri*	Ago-Nov	
1	Th	Asclepiadaceae	*Matelea cordifolia*	Ago-Oct	
1	Ha	Boraginaceae	*Amsinckia intermedia*	Ene-Feb	
1	Ar	Boraginaceae	*Bourreria sonorae*	Oct-Nov	
1	Ha	Boraginaceae	*Cryptantha grayi*	Ene-Feb	Ago-Sep
1	Sp	Cactaceae	*Wilcoxia striata*	Jul	
1	Hp	Compositae	*Bebbia juncea*	Abr-Jun	
1	Ha	Compositae	*Coreocarpus parthenioides*	Ene-Mar	
1	Ha	Compositae	*Parthenice mollis*	Feb-Abr	
1	Ha	Compositae	*Pectis papposa*	Ago-Sep	Feb
1	Ha	Compositae	*Perityle californica*	Ene-Jun	
1	Ha	Compositae	*Perityle incompta*	Nov-Jun	
1	Hp	Compositae	*Porophyllum ochroleucum*	Feb-Mar	Sep-Oct
1	Pa	Convolvulaceae	*Cuscuta macrocephala*	Nov-May	
1	Th	Cucurbitaceae	*Echinopepon peninsularis*	Ago-Sep	
1	Th	Cucurbitaceae	*Ibervillea sonorae*	Sep	
1	Ab	Euphorbiaceae	*Acalypha comonduana*	Ene-Dic	
1	Ab	Euphorbiaceae	*Adelia virgata*	Ago-Oct	
1	Ab	Euphorbiaceae	*Croton magdalenae*	Ene-Jun	
1	Ab	Euphorbiaceae	*Euphorbia californica*	Feb-Abr	Ago-Oct
1	Ab	Euphorbiaceae	*Jatropha cinerea*	Ene	Ago-Oct
1	Ab	Euphorbiaceae	*Jatropha cuneata*	Jul-Ago	
1	Ha	Euphorbiaceae	*Tragia amblyodonta*	Ago-Nov	
1	Ha	Euphorbiaceae	*Tragia urticifolia*	Mar-Nov	
1	Ha	Gramineae	*Aristida adscensionis*	Feb-Mar	
1	Hp	Gramineae	*Aristida schiedeana*	Sep-Oct	Ene-Mar
1	Ha	Gramineae	*Bouteloua annua*	Feb-Mar	Sep
1	Ha	Gramineae	*Bouteloua aristidoides*	Ene-Feb	Sep-Oct
1	Ha	Gramineae	*Bouteloua barbata*	Ene-Mar	Ago-Sep
1	Hp	Gramineae	*Cenchrus ciliaris*	Feb-Mar	Ago-Oct
1	Ha	Gramineae	*Cenchrus echinatus*	Ene-Mar	Sep-Oct
1	Ha	Gramineae	*Cenchrus palmeri*	Feb-Abr	Ago-Oct
1	Ha	Gramineae	*Eragrostis cilianensis*	Feb-Mar	Sep
1	Ha	Gramineae	*Setaria palmeri*	Ago-Nov	
1	Ha	Hydrophyllaceae	*Nama coulteri*	Feb	Sep
1	Ha	Leguminosae	*Phaseolus filiformis*	Ene-Feb	Ago-Sep
1	Ha	Loasaceae	*Mentzelia aspera*	Ago-Sep	
1	Ab	Malvaceae	*Abutilon aurantiacum*	Mar-May	
1	Ab	Malvaceae	*Abutilon californicum*	Mar-Sep	

Anexo. Continuación.

EF	FV	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	PERIODO DE FLORACION	
1	Ha	Malvaceae	*Sphaeralcea coulteri*	Ene-Abr	
1	Hp	Martyniaceae	*Proboscidea altheaefolia*	May-Ago	
1	Ha	Nyctaginaceae	*Boerhaavia coccinea*	Ago-Sep	
1	Ha	Nyctaginaceae	*Boerhaavia erecta*	Ago-Sep	
1	Ha	Nyctaginaceae	*Boerhaavia xantii*	Ago-Sep	
1	Ab	Olacaceae	*Schoepfia californica*	Mar-Abr	
1	Th	Passifloraceae	*Passiflora arida*	Sep	
1	Th	Polygonaceae	*Antigonon leptopus*	Jul-Oct	
1	Ar	Rhamnaceae	*Colubrina glabra*	Sep-Oct	
1	Th	Sapindaceae	*Cardiospermum corindum*	Feb	Jul-Oct
1	Ha	Scrophulariaceae	*Antirrhinum nuttallianum*	Feb-Sep	Sep
1	Ha	Solanaceae	*Datura discolor*	Feb-May	
1	Ab	Solanaceae	*Lycium brevipes*	Feb-Abr	
1	Ab	Solanaceae	*Lycium exsertum*	Ene-Abr	
1	Ab	Solanaceae	*Lycium megacarpum*	Feb-May	
1	Tl	Vitaceae	*Cissus trifoliata*	Sep	
1	Hp	Zygophyllaceae	*Fagonia californica*	Feb	
1	Ha	Zygophyllaceae	*Kallstroemia peninsularis*	Ago-Sep	
1	Ha	Zygophyllaceae	*Tribulus terrestris*	Feb	Ago
2	Ab	Amaranthaceae	*Celosia floribunda*	Mar-Jul	
2	Ar	Arecaceae	*Washingtonia robusta*	May-Jun	
2	Th	Asclepidaceae	*Cynanchum peninsulare*	Nov-Feb	
2	Ar	Burseraceae	*Bursera hindsiana*	Sep-Oct	Feb
2	Ar	Burseraceae	*Bursera odorata*	Jul-Ago	Feb
2	Ab	Buxaceae	*Simmondsia chinensis*	Mar-Abr	
2	Sg	Cactaceae	*Ferocactus peninsulae*	May-Ago	
2	Sa	Cactaceae	*Lophocereus schottii*	Mar-Sep	
2	Sc	Cactaceae	*Mammillaria capensis*	May-Jul	
2	Sc	Cactaceae	*Mammillaria dioica*	Abr-Jul	
2	Sa	Cactaceae	*Pachycereus pringlei*	Abr-Jun	
2	Sa	Cactaceae	*Stenocereus gummosus*	Jun-Oct	
2	Sa	Cactaceae	*Stenocereus thurberi*	Abr-Jul	
2	Ab	Capparidaceae	*Atamisquea emarginata*	Mar-Abr	
2	Ab	Celastraceae	*Maytenus phyllanthoides*	Abr-Nov	
2	Ab	Chenopodiaceae	*Suaeda moquinii*	Abr-May	
2	Th	Convolvulaceae	*Merremia aurea*	Abr-Dic	
2	Hp	Euphorbiaceae	*Cnidoscolus angustidens*	May-Jul	
2	Ab	Euphorbiaceae	*Euphorbia eriantha*	Feb-Nov	
2	Ab	Euphorbiaceae	*Euphorbia xantii*	Feb-Mar	Ago-Oct
2	Ab	Euphorbiaceae	*Pedilanthus macrocarpus*	Feb-May	Ago-Oct
2	Hp	Gramineae	*Chloris chloridea*	Ene-Dic	
2	Hp	Gramineae	*Leptochloa dubia*	Ago-Sep	
2	Ha	Gramineae	*Muhlenbergia microsperma*	Feb	Sep
2	Ha	Gramineae	*Panicum hirticaule*	Ago-Sep	
2	Ab	Leguminosae	*Caesalpinia arenosa*	Ene-Mar	Sep

Anexo. Continuación.

EF	FV	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	PERIODO DE FLORACION	
2	Ab	Leguminosae	*Caesalpinia californica*	Feb-Mar	Sep
2	Ab	Leguminosae	*Caesalpinia pannosa*	Feb	Sep
2	Ab	Leguminosae	*Caesalpinia placida*	Feb-Mar	Sep
2	Ar	Leguminosae	*Cercidium floridum*	Mar-May	
2	Ar	Leguminosae	*Cercidium praecox*	Mar-May	
2	Ar	Leguminosae	*Lysiloma candida*	Mar-May	
2	Ar	Leguminosae	*Olneya tesota*	May-Jun	
2	Ab	Leguminosae	*Pithecellobium confine*	Feb-Abr	
2	Ar	Leguminosae	*Prosopis articulata*	Feb-Jun	
2	Pa	Loranthaceae	*Phrygilanthus sonorae*	Oct-Dic	
2	Hp	Malvaceae	*Hibiscus denudatus*	Ene-Oct	
2	Hp	Malvaceae	*Horsfordia alata*	Mar-Oct	
2	Ab	Rhamnaceae	*Condalia globosa*	Oct-Nov	
2	Ab	Rhamnaceae	*Zizyphus obtusifolia*	Abr-Jul	
2	Ab	Simaroubaceae	*Castela peninsularis*	Mar-Abr	
2	Ab	Simaroubaceae	*Castela polyandra*	May-Jul	
2	Ab	Sterculiaceae	*Hermannia palmeri*	Ene-Abr	
3	Ha	Acanthaceae	*Dicliptera formosa*	Sep-May	
3	Sr	Agavaceae	*Agave datylio*	Ene-Dic	
3	Ar	Anacardiaceae	*Cyrtocarpa edulis*	May-Jul	
3	Ab	Bignoniaceae	*Tecoma stans*	Ene-Dic	
3	Ar	Burseraceae	*Bursera microphylla*	Jul-Ago	Feb
3	Sp	Cactaceae	*Cochemiea poselgeri*	Jul-Ago	
3	Sp	Cactaceae	*Opuntia cholla*	Ene-Dic	
3	Ab	Capparidaceae	*Wislizenia refracta*	Ene-Dic	
3	Ab	Chenopodiaceae	*Atriplex canescens* subsp. *canescens*	Mar-Sep	
3	Ha	Compositae	*Encelia californica*	Feb-Jul	
3	Ha	Compositae	*Encelia palmeri*	Feb-Jun	
3	Ab	Compositae	*Viguiera deltoidea*	Ago-Mar	
3	Ab	Compositae	*Viguiera tomentosa*	Ago-Mar	
3	Ha	Euphorbiaceae	*Andrachne ciliato-glandulosa*	Oct-Abr	
3	Hp	Euphorbiaceae	*Euphorbia brandegeei*	Ene-Dic	
3	Hp	Euphorbiaceae	*Euphorbia leucophylla*	Ene-Dic	
3	Hp	Euphorbiaceae	*Euphorbia polycarpa*	Ene-Dic	
3	Hp	Euphorbiaceae	*Ditaxis lanceolata*	Feb-Oct	
3	Ab	Fouquieriaceae	*Fouquieria diguetii*	Ene-Dic	
3	Hp	Krameriaceae	*Krameria paucifolia*	Feb-Ago	
3	Ab	Labiatae	*Hyptis laniflora*	Sep-May	
3	Ab	Leguminosae	*Aeschynomene nivea*	Nov-Abr	
3	Ha	Leguminosae	*Dalea mollis*	Dic	
3	Pa	Loranthaceae	*Phoradendron californicum*	Mar-Jul	
3	Ab	Malpighiaceae	*Thryallis angustifolia*	Sep-Mar	
3	Ab	Phytolaccaceae	*Stegnosperma halimifolium*	Oct-May	

Anexo. Continuación.

EF	FV	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	PERIODO DE FLORACION
3	Ab	Solanaceae	*Solanum hindsianum*	Ago-Abr
3	Ab	Sterculiaceae	*Melochia tomentosa*	Ene-Dic
3	Ab	Zygophyllaceae	*Larrea divaricata*	Feb-Jul
3	Ab	Zygophyllaceae	*Viscainoa geniculata*	Ene-May

EF: Epoca de floración

Floración post-lluvias	1
Floración en la temporada de sequía	2
Floración sostenida	3

FV: Formas de vida

Ar : árbol
Ab : arbusto
Hp : herbácea perenne
Ha : herbácea anual
Sa : suculenta arborescente y columnar
Sp : suculenta platicaule o cilindrocaule
Sc : suculenta cespitosa
Sg : suculenta globosa
Sr : suculenta arrosetada
Tl : trepadora leñosa
Th : trepadora herbácea
Pa : parásita

Acta Botánica Mexicana (1996), 35:65-81

IMPORTANCIA DE LOS ELEMENTOS CLIMATICOS EN LA VARIACION FLORISTICA TEMPORAL DE PASTIZALES SEMIDESERTICOS

Gerardo Armando Aguado Santacruz
Campo Experimental "Vaquerías"-INIFAP/CIPAC-JALISCO
Apartado Postal 1
47540 Ojuelos, Jalisco

Edmundo Garcia Moya
Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales
Colegio de Postgraduados
56230 Chapingo, México

Cruz Velasco Gonzalez
Departamento de Sociología Rural
Universidad Autónoma Chapingo
56230 Chapingo, México

y

Jose Luis Flores Flores
Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales
Colegio de Postgraduados
56230 Chapingo, México

RESUMEN

Con base en una técnica multivariable de ordenación directa, Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, se investigó en pastizales del noreste de Jalisco la relación de la variabilidad temporal en sus patrones de composición florística con los elementos climáticos, toda vez ajustados los efectos atribuibles a suelo y manejo. La ordenación mostró que la composición florística de las comunidades fue influenciada principalmente por la precipitación y la temperatura máxima estivales (P=0.01). La variabilidad atribuible al clima fue superior a la debida a la influencia del suelo. En general, las especies anuales registraron sus mayores abundancias en años lluviosos, mientras que las gramíneas perennes se encontraron mejor representadas bajo condiciones que pueden considerarse intermedias en términos de las variables climáticas evaluadas.

ABSTRACT

Using a multivariate direct ordination approach, Partial Canonical Correspondence Analysis, we investigated in semidesert grasslands of northeastern Jalisco the relationship of annual variation in community compositional patterns to weather dynamics, once the soil, management and time influences fitted. Temporal floristic variation patterns were mainly influenced by summer precipitation and summer

maximum temperature (P=0.01). Weather exerted a greater influence on floristic variation than soil. Annual species were abundant during rainy years, while perennial grasses optima were located at intermediate levels relative to the evaluated climatic factors.

INTRODUCCION

Dentro de los procesos de cambio que se presentan en la vegetación a través del tiempo pueden diferenciarse dos componentes básicos: uno de tipo cíclico y otro sucesional. En los cambios cíclicos tipos similares de vegetación se repiten en el mismo lugar en diferentes intervalos de tiempo como parte de la dinámica interna de la comunidad (Fowler, 1988; Maarel, 1988). Las fluctuaciones estacionales de la vegetación, como las que se presentan en las regiones secas, donde las plantas efímeras provocan marcados cambios en la vegetación por un corto período de tiempo después de la aparición de lluvias ocasionales, son consideradas como fenómenos cíclicos (Miles, 1987). Contrariamente, en los cambios sucesionales se presenta una alteración progresiva y direccional en la estructura y composición específica de la vegetación a través del tiempo (Grime, 1982). Los cambios cíclicos y sucesionales no muestran una separación clara, ya que se encuentran superpuestos dentro de la dinámica global de las comunidades vegetales en el tiempo, lo cual ha originado que las fluctuaciones cíclicas en la vegetación no pocas veces hayan sido confundidas o interpretadas como fenómenos sucesionales (e.g. Maarel, 1981). Los elementos climáticos ejercen una influencia determinante en ambos componentes de la dinámica de la vegetación siendo, sin embargo, más evidente su efecto sobre los cambios que se presentan anualmente (Miles, 1987).

El estudio de la influencia del clima en la vegetación ha sido abordado, principalmente, a través de metodologías estadísticas tradicionales que intentan explicar el comportamiento de una sola variable aleatoria (e.g. análisis de regresión simple o múltiple). Con base en este esquema de análisis univariable diversos estudios han demostrado, por ejemplo, la importante relación que los factores climáticos guardan con la productividad de los pastizales (Smoliak, 1956; Currie y Peterson, 1966; Shiflet y Dietz, 1974; Le Houérou y Hoste, 1977; Wisiol, 1984; Smoliak, 1986; Melvin et al., 1989).

El desarrollo de modernas técnicas de análisis ecológico permite orientar los estudios sobre la dinámica de comunidades desde una nueva perspectiva, examinando las relaciones especies-ambiente de una manera directa y considerando todas las especies simultáneamente, i.e., un análisis de gradiente directo enfocado bajo un esquema multivariable. Una de estas técnicas de ordenación denominada Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) supone un modelo unimodal en la respuesta de las especies a los factores ambientales y genera un acomodo de las muestras y las especies a la luz de las variables ambientales consideradas (Ter Braak, 1986). Una modalidad de este método de ordenación desarrollada posteriormente, Análisis Canónico Parcial de Correspondencia (ACPC), permite adicionalmente, eliminar o reducir el efecto de covariables (Ter Braak, 1988a), entendidas éstas como fuentes de variación que, si bien afectan las relaciones especies-ambiente, no son de interés primario en un estudio particular, por lo que es deseable reducir o eliminar su influencia. Esta cualidad hace del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia una técnica adecuada para el examen de datos obtenidos en parcelas permanentes (Ter Braak y Prentice, 1988).

En la presente investigación se utilizaron las cualidades de este método para estudiar, en pastizales semidesérticos del noreste de Jalisco, la relación de la dinámica de comunidades con el clima, toda vez ajustados posibles efectos de suelo y manejo.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El trabajo se realizó dentro de la subprovincia fisiográfica de los Llanos de Ojuelos, al noreste de Jalisco (Fig. 1; Anónimo, 1981), en una zona donde el clima es del tipo BS_1(k)(w)w(e)g (Anónimo, 1970). Para la realización de la presente investigación se recurrió a información colectada en cuatro áreas de exclusión de una hectárea y en los potreros pastoreados aledaños. Las exclusiones muestran las particularidades siguientes:

Exclusión "Vaquerías".- Esta área de referencia se estableció a finales de 1979 en un pastizal abierto de altura mediana, donde los zacates *Bouteloua scorpioides* Lag. y *B. hirsuta* Lag. constituyen los elementos dominantes (Aguado, 1987). Contiene dos tratamientos de media hectárea, uno en el que por medio de alambre de púas se excluye al ganado doméstico, y otro en el que a través de una malla de alambre adicionalmente se impide el acceso de fauna menor (roedores y lagomorfos). El relieve es plano a ligeramente ondulado. El tipo de suelo predominante es un xerosol háplico de textura media, limitado por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). Esta exclusión se localiza a 2200 m s.n.m. El potrero aledaño a ella se encuentra bajo condiciones de pastoreo moderado.

Exclusión "La Mesa".- Se instaló a finales de 1980 en un pastizal de altura mediana abierto dominado por los pastos *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud. y *B. scorpioides* (Aguado, 1987). Contiene los mismos dos tratamientos que la anterior área de referencia: a) exclusión de ganado y b) exclusión de ganado y fauna. Este sitio se encuentra sobre terrenos planos a ligeramente ondulados donde predomina el suelo phaeozem háplico de textura media. Existe además un lecho rocoso de 25 a 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973c) de origen extrusivo ácido (Anónimo, 1973d). Comparativamente con los otros sitios esta exclusión se localiza a una altitud mayor: 2380 m s.n.m. El potrero adyacente a ella también se encuentra bajo pastoreo moderado.

Exclusión "La Colorada".- Se instaló a fines de 1979 en un pastizal invadido por arbustos como *Acacia schaffneri* (Wats.) Hermann, *Dalea bicolor* H. & B. (Lag.), *Mimosa biuncifera* Benth. y *Opuntia* spp., y subarbustos como *Haplopappus venetus* (H.B.K.) Blake, *Dalea lutea* (Cav.) Willd. y *Perymenium parvifolium* A. Gray, considerados indeseables en explotaciones bovinas bajo condiciones extensivas en el área de estudio. Además, en el estrato herbáceo predominan las gramíneas *Bouteloua scorpioides* y *Lycurus phleoides* H.B.K. (Aguado, 1987). En esta área, adicionalmente a los tratamientos ya mencionados para las dos exclusiones anteriores, se evalúa también el efecto de un control de especies arbustivas, con lo que se tiene un total de cuatro tratamientos: (1) exclusión de ganado, (2) exclusión de ganado + control de arbustos, (3) exclusión de ganado y fauna, y (4)

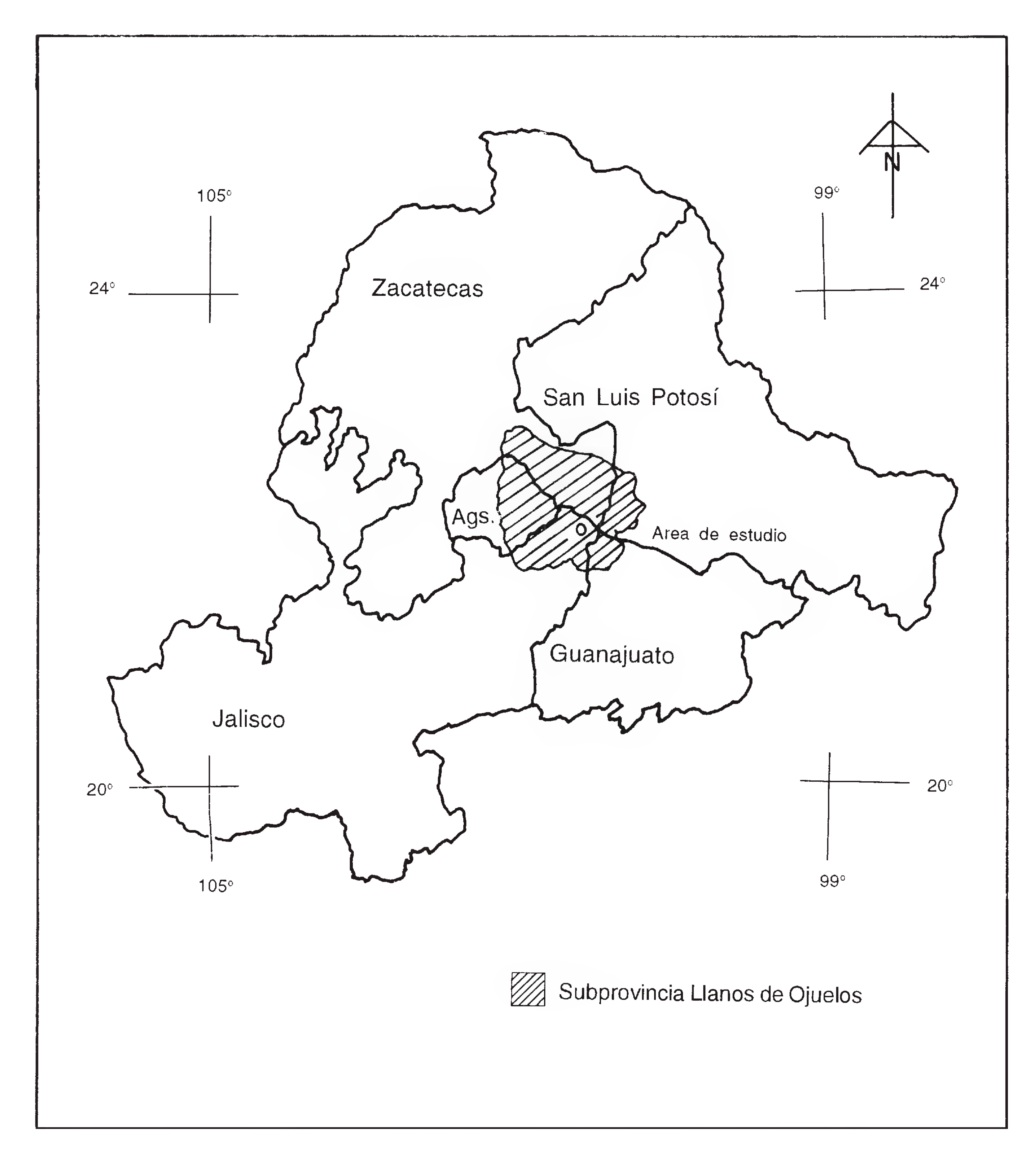


Fig. 1. Localización del área de estudio dentro de la subprovincia fisiográfica de los Llanos de Ojuelos, Jalisco.

exclusión de ganado y fauna + control de arbustos; el presente trabajo únicamente consideró el análisis de los tratamientos sin eliminación de arbustos. Este sitio se encuentra ubicado en las proximidades de una serranía, sobre un pie de monte con pendientes entre 8 y 20%, donde predomina un suelo de tipo fluvisol éutrico, de textura media, limitado

por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). La altitud es de 2270 m s.n.m. El pastizal aledaño a esta exclusión está sometido a un pastoreo intenso.

Exclusión "La Presa".- Se estableció en 1980 en un pastizal de *Bouteloua gracilis*-*Aristida divaricata* H. & B. con una severa invasión de *Haplopappus venetus* (Aguado et al., 1989). El diseño de esta exclusión es el más simple de las cuatro, ya que únicamente se impide el acceso de ganado doméstico. El relieve es plano a ligeramente ondulado. El suelo es del tipo xerosol háplico, de textura media, limitado por una fase dúrica a menos de 50 cm de profundidad (Anónimo, 1973a) y de origen aluvial (Anónimo, 1973b). La altitud es de 2280 m s.n.m. De todos los sitios considerados en esta investigación, el pastizal aledaño a esta exclusión es el que muestra la condición más pobre debido al intenso pastoreo al que ha estado sometido.

Metodología

El presente trabajo cubrió tres aspectos esenciales en el estudio de la dinámica de comunidades: clima, vegetación y suelo.

Registros climáticos.- La información climática empleada se obtuvo de una caseta meteorológica localizada dentro del área de estudio, aproximadamente a 1 km de la exclusión "Vaquerías" y dentro del Campo Experimental "Vaquerías". La caseta se estableció en el año de 1979 y cuenta con registros diarios de temperatura (máxima, mínima y ambiental), precipitación, evaporación y dirección e intensidad del viento. En este trabajo se utilizaron solamente las tres primeras variables, a manera de promedios anuales y como promedios para la etapa de crecimiento de la vegetación la cual corresponde con la época de verano (junio a septiembre). Una consideración semejante en las variantes de los elementos climáticos a analizar fue hecha por Ter Braak (1988b), quién aplicó el ACC a los resultados de McKechnie et al. (1975) sobre variabilidad genética en colonias de una especie de lepidóptero.

Registros de la vegetación.- Entre 1980 y 1991, anualmente y durante los meses de septiembre-noviembre, se registró la cobertura vegetal en las diferentes exclusiones mediante el método de intercepción en línea (Canfield, 1941). Con este procedimiento se determina la intercepción a ras de suelo de las plantas herbáceas a lo largo de un cordel, sedal o línea, mientras que en el caso de las especies arbustivas y subarbustivas se mide el contacto al nivel del dosel. Posteriormente se establece la relación (en porcentaje) de las longitudes interceptadas por cada uno de los vegetales con la longitud total de la línea empleada. La cobertura o la superficie del suelo ocupado por las plantas, son los términos empleados por Canfield (1941) para designar esta medida. No obstante, bajo un criterio metodológico estricto, originalmente la línea de Canfield considera la medición de área basal (o diámetro basal) en plantas herbáceas y cobertura en especies de tipo arbóreo o arbustivo. Los transectos empleados en este estudio son permanentes, tienen 20 m de longitud y su número es variable para cada uno de los sitios; en "Vaquerías" y "La Presa"

se tienen 6 transectos por tratamiento, en "La Mesa" 4 y en "La Colorada" 3. El número de años para los que se cuenta con registros es también variable: 11 años para "Vaquerías" (1980 a 1991, excepto 1990), 8 para "La Mesa" (1983 a 1991, excepto 1990) y "La Colorada" (1980 a 1991, excepto 1981, 1982, 1983 y 1990) y sólo 2 para "La Presa" (1987 y 1991). En el análisis se incluyeron, asimismo, algunos registros de los pastizales pastoreados adyacentes a las exclusiones: "Vaquerías" (1980, 1982, 1983 y 1985), "La Mesa" (1985), "La Colorada" (1985) y "La Presa" (1987). Los transectos de los potreros pastoreados son también de 20 m de longitud y se encuentran en diferente número en cada sitio: 12 en "Vaquerías" y "La Presa", y 20 en "La Mesa" y "La Colorada".

Registros edáficos.- En el mes de junio de 1992 se llevó a cabo una descripción del perfil de los suelos en las áreas inmediatamente contiguas a las distintas exclusiones. Con base en esta descripción se procedió a determinar el número y tipo de muestras compuestas y submuestras a tomar dentro de cada uno de los tratamientos de las exclusiones. Las muestras fueron obtenidas por medio de una barrena tipo California e incluyeron indistintamente 1 kg de suelo. En las exclusiones "Vaquerías" y "La Mesa" cada una de las muestras compuestas consideró 5 submuestras/tratamiento por estrato, y en el caso de "La Colorada" y "La Presa", 3 y 10, respectivamente; para las áreas pastoreadas adyacentes a cada una de las exclusiones, las muestras fueron sencillas, tomándose el material directamente de los perfiles descritos. Así, se obtuvieron un total de 6 muestras para "Vaquerías", 9 para "La Mesa", 15 para "La Colorada" y 4 para "La Presa". A estas muestras se les midió el pH (Jackson, 1976), conductividad eléctrica (CE; Richards, 1973), materia orgánica (MO; Jackson, 1976), nitrógeno total (NT; calculado a partir de la materia orgánica), fósforo (P; Olsen y Dean, 1965) y potasio intercambiable (KI; Chapman, 1965). Además se les practicó un análisis de textura (Bouyoucos, 1962).

Análisis de la información

El análisis ordenatorio consideró la totalidad de los registros obtenidos en los diferentes sitios a lo largo del período de estudio (353 transectos), llevándose a cabo una relativización porcentual de los valores de cobertura previamente al procesamiento de los datos.

La información climática, edáfica y florística fue integrada en un Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, a través del programa CANOCO (Ter Braak, 1988b; 1990), con el propósito de establecer la relación de los cambios observados en la vegetación con las variables climáticas consideradas, intentando, a la vez, reducir posibles efectos de suelo y manejo. De esta forma, los registros climáticos fueron utilizados como variables ambientales, mientras que las características físico-químicas de los dos primeros estratos del suelo y el manejo bajo el cual se encontraban los sitios (valores de 0 para exclusión, 1 para pastoreo moderado y 2 para pastoreo intenso) se introdujeron como covariables en el análisis de ordenación.

Para determinar la significancia estadística de los resultados se realizaron dos pruebas de permutación de Monte Carlo a través del propio programa CANOCO, una de ellas para el efecto global de las variables climáticas consideradas sobre las especies y otra para el primer eje canónico.

RESULTADOS

Con antelación al procesamiento de los datos, el programa CANOCO excluyó de la ordenación cuatro propiedades relacionadas con el segundo horizonte de los sitios, así como el manejo al cual se encontraban sujetos debido a efectos de multicolinearidad; la variable climática evaporación de la época de crecimiento (estival) también fue ignorada por observar poca variación.

Además, otras variables ambientales tuvieron que ser removidas intencionalmente debido a la presencia de fuertes correlaciones recíprocas. Este fue el caso de la precipitación en la época de crecimiento y la precipitación anual (r= 0.9595), eliminándose la segunda por exhibir una importancia relativamente menor. En forma definitiva, el análisis se basó en 4 variables ambientales (precipitación y temperatura máxima estivales, así como de temperatura máxima y evaporación anuales), 12 covariables (pH, CE, MO, NT, P, KI y porcentaje de arena del estrato 1; pH, CE, MO y porcentaje de arena del estrato 2; y profundidad del suelo de los sitios), 101 especies y 353 transectos.

Los valores característicos (Cuadro 1) mostraron que los gradientes recuperados fueron bastante cortos en comparación con los obtenidos en estudios que han empleado el ACC (cf. Ter Braak, 1986; Purata, 1986 en Ter Braak y Prentice, 1988; Cramer y Hytteborn, 1987; Avila, 1992). Sin embargo, si estos valores se equiparan con los determinados en una investigación enfocada bajo Análisis Canónico Parcial de Correspondencia (Ter Braak, 1988a), se presentan más largos. Tal circunstancia se debe a que parte de la información ya resulta explicada a través de los efectos que las propias covariables tienen en las variables de respuesta (especies).

Las correlaciones entre los ejes de las especies y los ejes de las variables climáticas fueron relativamente altas, especialmente para el primero (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia generado por el programa CANOCO para la ordenación global de los sitios.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores característicos	0.335	0.050	0.020	0.015	6.666
Correlaciones especies-ambiente	0.852	0.531	0.394	0.371	
Porcentaje de la varianza acumulado					
en los datos de las especies	8.9	10.2	10.7	11.1	
en la relación especies-ambiente	79.7	91.6	96.4	100.0	
Suma de todos los valores característicos no restringidos (después del ajuste de covariables)					3.775
Suma de todos los valores característicos canónicos (después del ajuste de covariables)					0.420

Los porcentajes son tomados en relación con las varianzas residuales i.e. las varianzas después del ajuste de covariables.

La inercia total es una medida de la varianza total en los datos correspondientes a las especies (Ter Braak, 1990) y el mencionado Cuadro 1 revela que en el presente análisis su valor fue de 6.666. De este comportamiento en los datos, las variables climáticas explicaron por sí mismas 6.3%, mientras que las covariables determinaron un porcentaje mayor de la inercia (43.4). En suma, las variables explicatorias (ambientales + covariables) definieron 49.7% de la variación total; la parte restante (50.3%) no pudo ser explicada por los parámetros ambientales considerados en este estudio. La inercia en los datos relativos a las especies, después del ajuste de las covariables, fue de 3.775. De este valor residual, el primer eje justificó 0.335, i.e., 8.9%, lo cual representa 79.7% de la relación especies-ambiente explicada por las variables climáticas consideradas. El porcentaje de la varianza de la relación especies-ambiente que pudo ser definida hasta el segundo eje fue de 91.6%, lo cual indica que la mayor parte de la información se concentró tangiblemente sobre estos dos ejes (Cuadro 1). Aquí es importante mencionar que en análisis preliminares se evaluó explícitamente la importancia de los factores edáficos en la conformación de la estructura de la vegetación; la evaluación de su efecto en un aspecto temporal no fue posible, debido a la carencia de un registro cronológico secuencial de posibles cambios en el suelo (cf. Vasek y Lund, 1980; Dormaar et al., 1990). Así, pudo observarse que, en términos generales, la variación en los datos de las especies explicada por los factores climáticos fue superior (23.69%) al de los edáficos (19.01%).

De las correlaciones mostradas en el Cuadro 2 se puede inferir que el primer eje es, principalmente, un gradiente florístico generado en respuesta a los patrones de precipitación estival, mientras que el segundo se encuentra definido por las temperaturas máximas estivales. Este hecho fue evidente también en los diagramas de ordenación (Figs. 2 y 3), en los que los vectores que representan estos dos elementos climáticos son de una longitud mayor.

Cuadro 2. Coeficientes canónicos y correlaciones de las variables climáticas con los dos primeros ejes de ordenación (correlaciones intragrupo) y con las puntuaciones de las muestras (correlaciones intergrupo).

Variable	Coeficiente canónico		Correlación intragrupo		Correlación intergrupo	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Temperatura máxima anual	0.50	-0.14	-0.09	-0.68	-0.07	-0.36
Evaporación anual	-0.07	1.02	-0.29	-0.18	-0.25	-0.10
Temperatura máxima estival	0.13	-1.94	-0.49	-0.73	-0.41	-0.39
Precipitación estival	1.29	-0.75	0.90	0.32	0.77	0.17

A medida que las variables ambientales se encuentran más correlacionadas con las covariables, los vectores que representan la importancia de las primeras se hacen más cortos, i.e., la mayor parte de la variación provocada por un factor ambiental determinado es ya explicada por las covariables. Los vectores no resultan afectados cuando las variables ambientales no están correlacionadas con las covariables, i.e., cuando las primeras aportan nueva información acerca del medio (Ter Braak, 1988b).

Fue notable la agrupación de los diferentes sitios en respuesta a las diferencias en las condiciones climáticas entre años (Fig. 2), con los registros tomados en los distintos sitios durante 1991, el año más lluvioso de todo el período de estudio (Cuadro 3), ubicados en la parte derecha del diagrama, cerca del extremo superior del vector que representa la precipitación estival. Esta relación fue especialmente importante para el sitio "La Presa", cuyos registros de 1987 y 1991 se ubicaron a ambos lados de este gradiente (PEX91 y PEX87). Una descripción similar se aplica al gradiente de temperaturas máximas estivales, con las muestras obtenidas durante los años más cálidos del lapso de estudio, 1982 y 1989 (Cuadro 3), localizándose en la parte inferior del diagrama del Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, y aquellas tomadas en uno de los años más fríos (1984) en su parte superior (Fig. 2).

Una separación de muestras con relación al manejo de los pastizales fue evidente en el campo de ordenación. Así, para el sitio "Vaquerías" las muestras tomadas durante 1983 bajo condiciones de exclusión se mantuvieron alejadas de aquellas obtenidas bajo condiciones de pastoreo en este mismo año (VEX83 vs. VPA83; parte superior de la figura 2).

Destacó también el hecho de que para el sitio "La Colorada" los conglomerados de puntos que representan los dos tratamientos de las condiciones de exclusión (exclusión de ganado, CGA, y exclusión de ganado y fauna, CFA) permanecieran apartados dentro del campo de ordenación a través de los años; en el resto de los sitios estos puntos se mantuvieron juntos en la ordenación a través del tiempo (Fig. 2).

Las pruebas de permutación de Monte Carlo, global y del primer valor característico (λ_1=0.134), fueron significativas (P=0.01). En consecuencia, puede concluirse que la variación florística observada en los diferentes sitios a través del lapso de estudio considerado, toda vez ajustados los efectos atribuibles a factores de tipo edáfico y de manejo, se encuentra significativamente relacionada con las variables climáticas evaluadas, particularmente con la precipitación de la época de crecimiento.

Las especies que caracterizaron cada una de las condiciones climáticas en el tiempo se muestran en la figura 3. En la parte izquierda del gráfico se localizaron, principalmente, especies anuales, las cuales registraron sus mayores abundancias en los años con más cuantiosa precipitación estival: *Chloris virgata* Sw., *Cosmos parviflorus* (Jacq.) H.B.K., *Digitaria ternata* (Rich.) Stapf, *Physalis cordata* Mill., *Tagetes lunulata* Ort., *Verbena gracilis* Desf. y un musgo no identificado. Algunos elementos de tipo perenne también se encontraron dentro de este grupo: *Trisetum kochianum* Hernández T., *Cerdia congestiflora* Hemsl., *Cyperus seslerioides* H.B.K., *Eryngium heterophyllum* Engelm., *Gaura hexandra* Ort. y *Piqueria trinervia* Cav. En el extremo opuesto de este gradiente se ubicó *Ferocactus latispinus* (Haworth) Britton et Rose.

La correlación de las plantas con el vector de temperaturas máximas fue menos clara, con *Agrostis* sp. y *Solanum elaeagnifolium* Cav. en el extremo superior del gradiente, y *Buddleia scordioides* H.B.K., *Castilleja lithospermoides* H.B.K., *Gomphrena decumbens* Jacq. y *Stevia micrantha* Lag. en el inferior.

Ter Braak (1988a) señala que a medida que el Análisis Canónico de Correspondencia se aproxima al ajuste de superficies Gaussianas, las puntuaciones para las variables de respuesta representan aproximadamente los óptimos de estas superficies. El mismo autor refiere que las especies situadas en la mitad de los diagramas de ordenación tienen sus óptimos en niveles intermedios de las condiciones ambientales con-

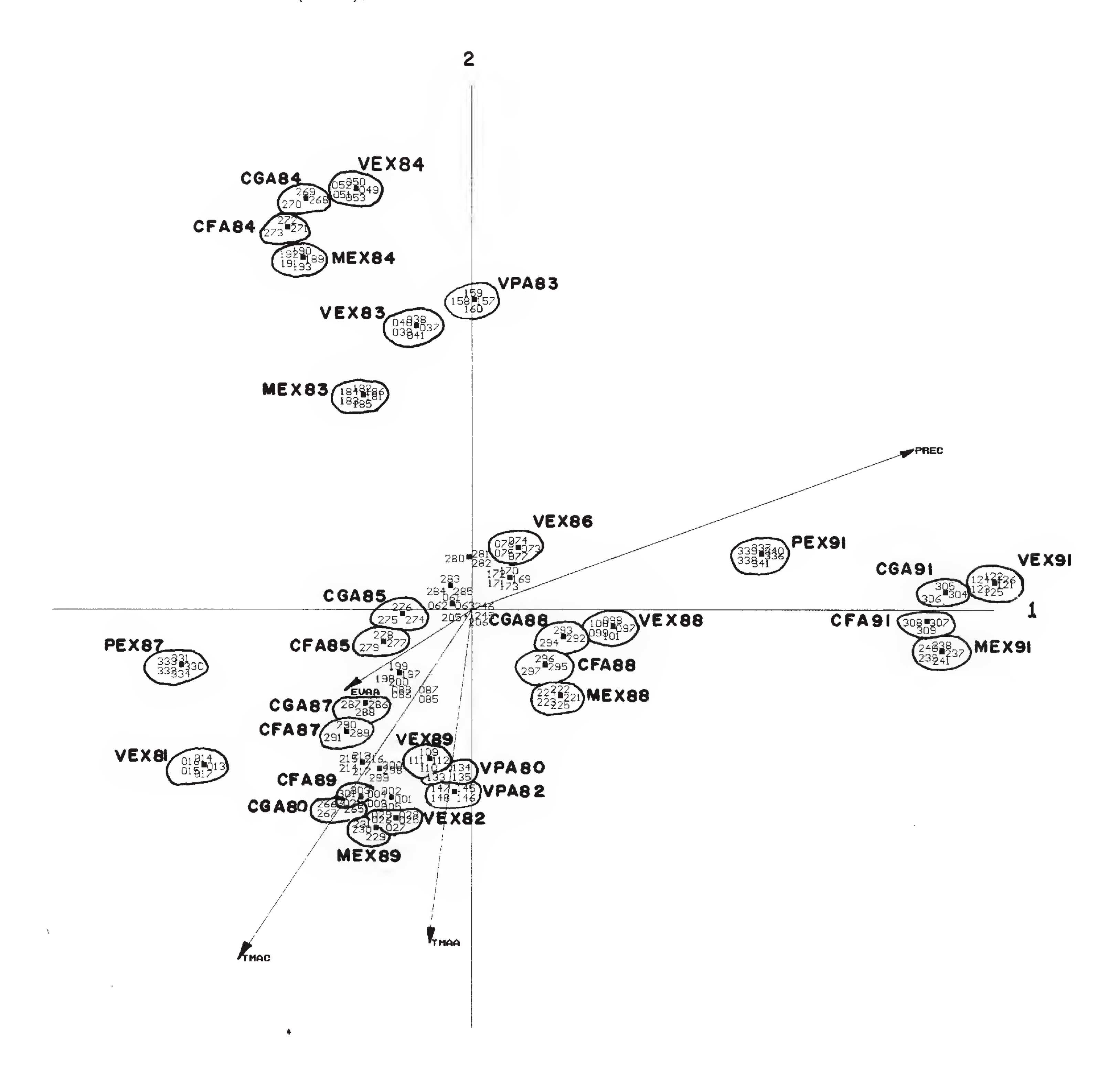


Fig. 2. Ordenación de los transectos a través del tiempo en relación con cuatro variables climáticas, precipitación de la época de crecimiento (PREC), temperatura máxima de la época de crecimiento (TMAC), temperatura máxima anual (TMAA) y evaporación anual (EVAA), basada en Análisis Canónico Parcial de Correspondencia. Las características edáficas y el manejo de los sitios fueron consideradas como covariables. Se muestran los dos primeros ejes de ordenación, etiquetándose algunos grupos de transectos conforme a los siguientes códigos. La primera letra corresponde al sitio (V, "Vaquerías"; M, "La Mesa"; C, "La Colorada"; y P, "La Presa"), la segunda y tercera, a las condiciones de manejo (EX, exclusión; PA, pastoreo). Los dígitos indican el año del muestreo. Unicamente para el sitio "La Colorada" se ha hecho una distinción adicional para la condición de exclusión al pastoreo, ya que los tratamientos exclusión de ganado (GA) y exclusión de ganado y fauna (FA) aparecen separados dentro del campo de ordenación.

Cuadro 3. Condiciones climáticas, en términos anuales y en la etapa de crecimiento (crec.) de la vegetación, a lo largo del estudio.

	Temp. máxima (ºC)		Temp. mínima (ºC)		Precipitación (mm)		Evaporación (mm)	
Años	anual	crec.	anual	crec.	anual	crec.	anual	crec.
1980	22.9	25.0	6.7	9.9	385.2	200.9	2366.9	881.2
1981	22.3	24.3	6.6	9.9	325.6	139.7	2111.8	705.8
1982	23.9	25.3	6.5	10.1	277.7	108.6	2400.0	870.3
1983	22.2	23.2	6.4	10.7	447.9	331.0	2315.3	711.1
1984	22.0	22.2	6.0	9.2	458.0	297.1	2109.5	630.8
1985	22.1	22.7	6.0	9.1	471.5	332.1	1922.3	608.3
1986	22.4	23.0	6.3	9.7	465.0	358.6	2121.9	655.1
1987	22.1	23.9	5.8	9.9	436.9	304.9	2210.9	737.7
1988	22.7	23.3	5.7	9.7	444.1	387.2	2146.7	692.8
1989	23.3	24.2	5.8	9.7	248.1	185.9	2164.6	746.0
1990	22.5	22.5	6.5	9.7	714.8	517.3	1912.1	606.2
1991	22.2	22.0	6.2	9.5	736.2	686.1	2051.7	577.2

sideradas, o bien, son indiferentes a ellas (Ter Braak, 1986). Una manera de evaluar estas dos posibilidades sería graficando los valores de abundancia de las especies en el diagrama de ordenación (Ter Braak, 1988a). En el presente estudio no se exploró esta posibilidad, sin embargo, en un análisis preliminar de la dinámica de la vegetación, se pudo observar que, al menos como grupo, las plantas anuales mostraron una respuesta positiva a valores altos de precipitación en la época de crecimiento. Este comportamiento de las especies en cuestión fue particularmente notorio en el año en el que se presentó la mayor precipitación de todo el período de estudio y se vio influenciado grandemente por el incremento en las poblaciones de un musgo no identificado. También en dicho examen se pudo apreciar que el comportamiento de las gramíneas (perennes, principalmente) en relación con los elementos climáticos parecería coincidir con, o reafirmar, su posición dentro del diagrama de ordenación como elementos con requerimientos intermedios de las condiciones ambientales evaluadas. Así, en congruencia, la mayoría de las gramíneas de tipo perenne se ubicaron en la porción central del diagrama de ordenación (Fig. 3). Entre ellas se encontraron *Bothriochloa barbinodis* (Lag.) Herter, *Aristida divaricata*, *Bouteloua gracilis*, *Bouteloua hirsuta*, *Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm., *Panicum obtusum* H.B.K., *Schizachyrium hirtiflorum* Ness, *Muhlenbergia rigida* (H.B.K.) Kunth y *Microchloa kunthii* Desv.

Una aseveración semejante debiera trazarse con respecto a la posición de los arbustos dentro del diagrama, sin embargo, no ha sido evidente un aumento conspicuo en la densidad de estas plantas en el área de estudio, por lo que las fluctuaciones en su cobertura se relacionan básicamente con variaciones en su dosel, más que con procesos demográficos netos.

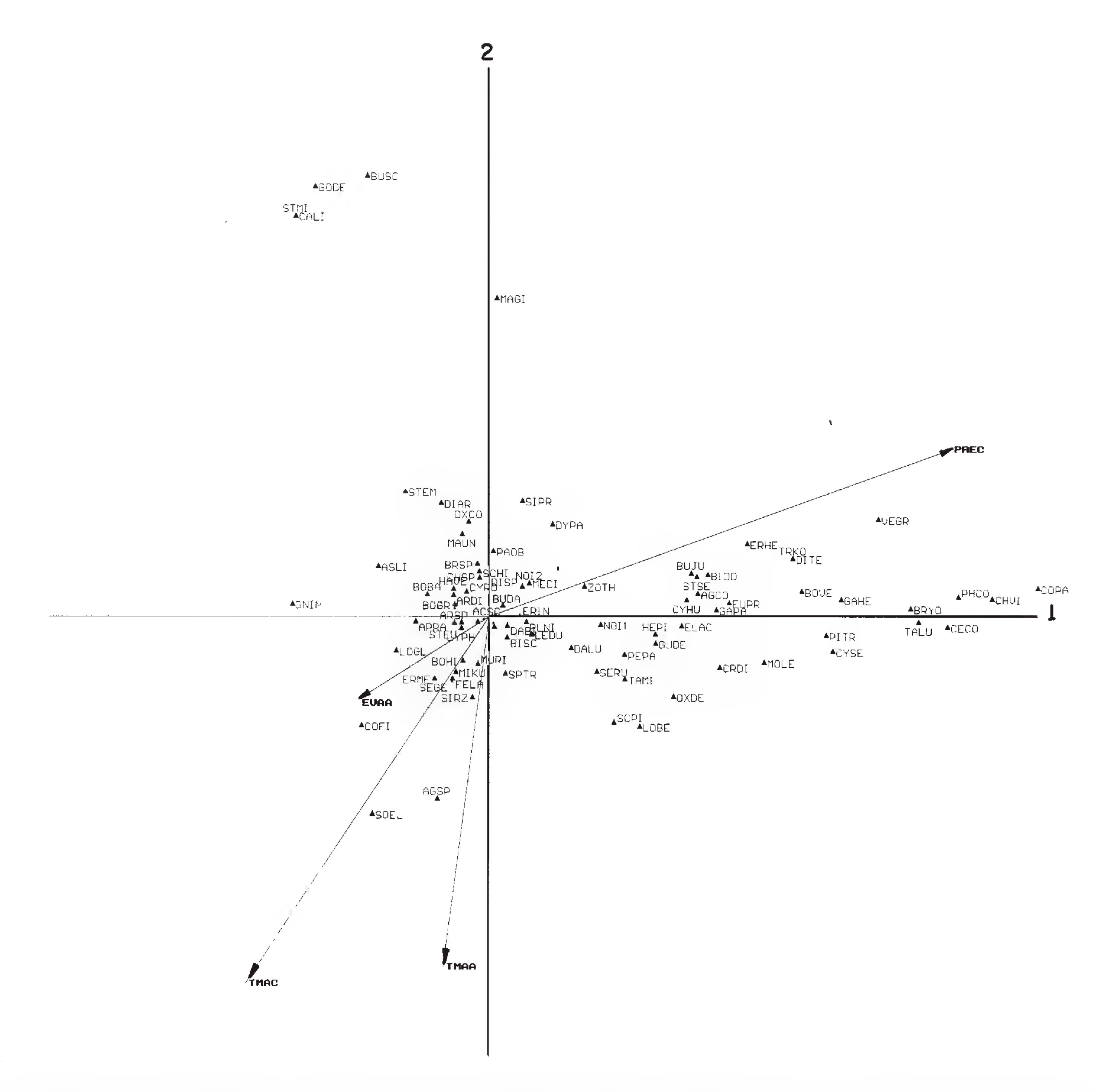


Fig. 3. Ordenación de las especies a través del tiempo en relación con cuatro variables climáticas, precipitación de la época de crecimiento (PREC), temperatura máxima de la época de crecimiento (TMAC), temperatura máxima anual (TMAA) y evaporación anual (EVAA), basada en Análisis Canónico Parcial de Correspondencia, para los cuatro sitios de estudio. Las características edáficas y el manejo de los sitios fueron consideradas como covariables. Se muestran los primeros dos ejes de ordenación. Los acrónimos que representan a las especies están conformados por las dos primeras letras del género y del epiteto de la especie: COPA, *Cosmos parviflorus*; DITE, *Digitaria ternata*; VEGR, *Verbena gracilis*; EUPR, *Euphorbia prostrata*; CHVI, *Chloris virgata*; ERHE, *Eryngium heterophyllum*; PHCO, *Physalis cordata*; TALU, *Tagetes lunulata*; GAPA, *Galinsoga parviflora*; BIOD, *Bidens odorata*; BRYO, musgo no identificado; PITR, *Piqueria trinervia*; CECO, *Cerdia congestiflora*; GAHE, *Gaura hexandra*; AGCO, *Ageratum corymbosum*; BOVE, *Borreria verticillata*; CYSE, *Cyperus seslerioides*; CYHU, *Cyperus humilis*; TRKO, *Trisetum kochianum*; FELA, *Ferocactus latispinus*; GODE, *Gomphrena decumbens*; STMI, *Stevia micrantha*; CALI, *Castilleja lithospermoides*; MAGI, *Macroptilium gibbosifolium*; MAUN, *Mammillaria uncinata*; AGSP, *Agrostis* sp; LOBE, *Lobelia berlandieri*; COFI, *Conyza filaginoides*; BOBA, *Bothriochloa barbinodis*; ARDI, *Aristida divaricata*; BOGR, *Bouteloua gracilis*; BOHI, *Bouteloua hirsuta*; BUDA, *Buchloë dactyloides*; PAOB, *Panicum obtusum*; SCHI, *Schizachyrium hirtiflorum*; MURI, *Muhlenbergia rigida*; MIKU, *Microchloa kunthii.*

DISCUSION

Los resultados de la presente investigación prueban la importancia del clima, particularmente de la precipitación, en la variabilidad de los patrones de composición florística de las comunidades en el tiempo en pastizales del noreste de Jalisco.

Estudios anteriores sobre análisis de comunidades han puesto de manifiesto la importancia que juega el clima en las fluctuaciones florísticas. En Rusia, Nikolayevskaya (1949) interpretó cambios en la posición de sus sitios de estudio dentro del campo de ordenación en razón de las fluctuaciones climáticas. Bassett (1980) utilizando una técnica de ordenación indirecta fundamenta algunos de los resultados obtenidos en un estudio sobre sucesión vegetal en los patrones imperantes de la precipitación. Borchert et al. (1991) infieren que la ordenación de sus sitios (CCA) pudo ser influenciada por gradientes regionales de precipitación y temperatura. Sin embargo, estos trabajos no prueban explícita y directamente el papel que los elementos climáticos juegan en la variabilidad florística temporal de comunidades.

En el presente estudio especies básicamente de ciclo anual caracterizaron la porción superior del gradiente florístico generado principalmente por el comportamiento de los patrones de precipitación estival en el tiempo. Las plantas terófitas aprovechan los pocos períodos de precipitación favorable que se presentan en las zonas áridas incrementando notablemente sus poblaciones durante estos breves intervalos. Su germinación es controlada principalmente por la humedad del suelo y en menor grado por la temperatura (Tevis, 1958); la sobrevivencia de las plántulas también parece estar regulada por la humedad del suelo (Beatley, 1974).

Floret (1981) atribuyó principalmente a las especies anuales la gran variabilidad florística que se presentó entre años en su estudio; las fluctuaciones en la cobertura de estas plantas se vieron afectadas tanto por la cantidad como por la distribución estacional de la lluvia. Aronson y Shmida (1992) para elementos anuales en general, y Pitt y Heady (1978) para zacates anuales, también ilustran la respuesta positiva de este tipo de plantas a los años lluviosos.

Bassett (1980) encontró que los resultados obtenidos en su ordenación fueron influenciados grandemente por el comportamiento de plantas anuales, mientras que Borchert et al. (1991), utilizando el ACC, encontraron diferencias entre años en las puntuaciones obtenidas para sus parcelas de estudio; más que por marcadas fluctuaciones en la cobertura de las plantas dominantes, esta variación se vio afectada primordialmente por la presencia o ausencia de especies herbáceas (¿anuales?) con una cobertura menor de 1%.

En contraste con las plantas anuales, se encontró que las gramíneas perennes constituyeron los elementos vegetativamente persistentes de los pastizales estudiados. La abundancia de estas últimas se vio menos afectada por valores extremos en las variables climáticas. Anderson y Holte (1981) no encontraron una correlación clara entre los patrones de la precipitación y la tendencia global en la cobertura de zacates perennes. Consignan también incrementos en la cobertura de arbustos, atribuidos, principalmente a condiciones de humedad favorables. González et al. (1988) concluyen que en su estudio la cobertura basal de gramíneas no mostró una correlación evidente con la cantidad de precipitación recibida, presentándose un caso contrario con la cobertura de otras plantas herbáceas.

En contraste con los anteriores autores, Branson y Miller (1981) refieren una mejoría, en un intervalo de 16 años, en la cobertura de zacates perennes de un pastizal, la que interpretan en primer término como consecuencia de precipitaciones por arriba del promedio que se presentaron durante su lapso de estudio y, secundariamente, como resultado de prácticas de rehabilitación de las tierras. Resultados similares a los de Branson y Miller se mencionan por Olson et al. (1985).

Ya que aparentemente las poblaciones de roedores y lagomorfos no han mostrado aumentos notables en el sitio "La Colorada", la fuerte heterogeneidad espacial detectada en esta localidad a través de la separación de transectos dentro del campo de ordenación puede tener sus orígenes en la presencia de arbustos y el aporte de sedimentos procedentes de elevaciones aledañas.

Debido a su constancia y tamaño, los arbustos ejercen una fuerte influencia en la distribución espacial de los elementos del pastizal, fenómeno que se detecta con claridad mediante la técnica de muestreo utilizada. Estas plantas son muy abundantes en la localidad y al parecer no han incrementado conspicuamente en número dentro de la exclusión desde el establecimiento del experimento. Aún más, en el caso de *Acacia schaffneri*, el elemento dominante en éste y en muchos parajes de la zona de los Llanos de Ojuelos, los distintos individuos que se aprecian de esta planta parecen provenir de sólo unos cuantos progenitores, ya que aparentemente la especie posee la capacidad de reproducirse a partir de yemas vegetativas localizadas subterráneamente. Uno de los efectos más evidentes de la presencia de arbustos en la heterogeneidad espacial se encuentra relacionado con el aporte de mantillo. En comparación con las restantes exclusiones, "La Colorada" muestra la mayor acumulación de hojarasca (Aguado, 1987; Aguado et al., 1989), siendo muy importante la contribución de *Acacia schaffneri* en este sentido. Las zonas de acopio de materia vegetal se concentran especialmente bajo los individuos de dicho arbusto y son pocas las plantas que pueden desarrollarse en estos lugares, debido al efecto del grosor de la capa de materia orgánica y a la sombra creada por su dosel. Entre los escasos elementos que pueden soportar tales condiciones y cuyo desenvolvimiento se restringe casi exclusivamente a estas áreas de acumulación de materia orgánica se encuentran *Oxalis corniculata* L., *Selaginella rupincola* Underw., *Chenopodium graveolens* Willd. y *Montanoa leucantha* (Lag.) Blake. Otros efectos de los arbustos sobre la heterogeneidad espacial de las comunidades son menos obvios. García-Moya y McKell (1970) demostraron el resultado de la presencia de estas plantas sobre la distribución de nitrógeno en el suelo de una comunidad del desierto de Mohave. Tiedemann y Klemmedson (1973) observaron la notable acumulación de materia orgánica y de sales solubles que ocurre bajo el dosel de una especie de *Prosopis* comparada con la que se observaba en el suelo ubicado fuera de la influencia de la cobertura de esta planta. La presencia de compuestos alelopáticos que excretan ciertos arbustos juega asimismo un papel decisivo en el control de los patrones espaciales de la vegetación (Mueller, 1970).

Estudios en árboles también informan acerca de un posible papel de estas plantas sobre la estructura espacial de las comunidades (Zinke, 1962; Lodhi, 1977)

Un esquema distinto al empleado en la presente investigación fue considerado por Borchert et al. (1991), quienes al utilizar el ACC incluyeron la cobertura aérea dentro del grupo de las variables explicatorias a fin de considerar la influencia de estratos superiores sobre la variabilidad de la vegetación herbácea. En un examen preliminar con Análisis de

Correspondencia Desprovisto de Tendecia (ACD), realizado para observar las tendencias de variabilidad en la vegetación, se encontró una correlación altamente significativa (r=0.40) entre el primer eje de ordenación y la variable de cobertura aérea. Posteriormente, ya con el ACC, la eliminación de parcelas con una cobertura aérea menor de 50% redujo considerablemente la correlación de los ejes de ordenación con esta variable.

Igualmente importante en la heterogeneidad observada en "La Colorada" fue el aporte de sedimentos procedentes de elevaciones aledañas. Este hecho fue evidente en la colecta de las muestras de suelo y en la inclusión del porcentaje de arena dentro del conjunto de covariables importantes por el programa CANOCO en un análisis ordenatorio llevado a cabo separadamente para esta localidad.

LITERATURA CITADA

Aguado, G. A. 1987. Cambios en la vegetación de áreas excluidas del pastoreo en los Llanos de Ojuelos. Tesis profesional. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes. 126 pp.

Aguado, G. A., M. Luna L. y R. A. Giner C. 1989. Respuesta de la vegetación y el suelo de un pastizal de los Llanos de Ojuelos al pastoreo inmoderado. Revista Manejo de Pastizales 1: 1-3.

Anderson, J. E. y K. E. Holte. 1981. Vegetation development over 25 years without grazing on sagebrush-dominated rangeland in southeastern Idaho. J. Range Manage. 34: 25-29.

Anónimo. 1970. Carta de climas 14Q-III Qro. Comisión de Estudios del Territorio Nacional y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Anónimo. 1973a. Carta edafológica Ojuelos F-14-C-12 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.

Anónimo. 1973b. Carta geológica Ojuelos F-14-C-12 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.

Anónimo. 1973c. Carta edafológica Palo Alto F-14-C-11 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.

Anónimo. 1973d. Carta geológica Palo Alto F-14-C-11 (1:50,000). Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México, D.F.

Anónimo. 1981. Síntesis geográfica de Jalisco. Secretaría de Programación y Presupuesto. Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática. México, D.F. 198 pp.

Aronson, J. y A. Shmida. 1992. Plant species diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. J. Arid Env. 23: 235-247.

Avila, C. H. 1992. La estructura del bosque de oyamel (*Abies hickelii* Flous et Gaussen) y su relación con factores ambientales físicos y antropógenas en el Pico de Orizaba, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Botánica. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 116 pp.

Bassett, P. A. 1980. Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camarge, France. Vegetatio 43: 173-184.

Beatley, J. C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. Ecology 55: 856-863.

Borchert, M., F. W. Davis y B. Allen-Díaz. 1991. Environmental relationships of herbs in blue oak (*Quercus douglasii*) woodlands of central coastal California. Madroño 38: 249-266.

Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. J. Agron. 54: 464-465.

Branson, F. A. y R. F. Miller. 1981. Effects of increased precipitation and grazing management on northeastern Montana rangelands. J. Range Manage. 34: 3-10.

Canfield, R. H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. J. Forestry 34: 388-394.

Chapman, H. D. 1965. Cation exchange capacity. In: Black, C.A. (ed.). Methods of soil analysis. Am. Soc. of Agron. Madison. pp. 891-901.

Cramer, W. y H. Hytteborn. 1987. The separation of fluctuation and long-term change in the vegetation dynamics of a rising sea-shore. Vegetatio 69: 157-167.

Currie, P. O. y G. Peterson. 1966. Using growing season precipitation to predict crested wheatgrass yields. J. Range Manage. 19: 248-288.

Dormaar, J. F., S. Smoliak y W. D. Willms. 1990. Soil chemical properties during succession from abandoned cropland to native range. J. Range Manage. 43: 260-265.

Floret, C. 1981. The effects of protection on steppic vegetation in the Mediterranean arid zone of southern Tunisia. Vegetatio 46: 117-129.

Fowler, N. 1988. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: David, A. J., M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (eds.). Plant population ecology. Blackwell. Oxford. pp. 249-269.

García-Moya, E. y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. Ecology 51:81-88.

González, R. I., R. Jalavera y J. G. Ochoa. 1988. Respuesta de la vegetación herbácea en un pastizal mediano arborescente a la exclusión de bovinos en el norte de Durango. Revista Manejo de Pastizales 1: 15-21.

Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas. Limusa. México, D.F. 291 pp.

Jackson, M. L. 1976. Análisis químico de suelos. 3a. ed. Omega. Barcelona. 662 pp.

Le Houérou, H. N. y C. H. Hoste. 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the mediterranean basin and in the African Sahelo-Sudanian Zone. J. Range Manage. 30: 181-189.

Lodhi, M. A. K. 1977. The influence and comparison of individual forest trees on soil properties and possible inhibition of nitrification due to intact vegetation. Amer. J. Bot. 64:260-264.

Maarel, E. van der. 1981. Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. Vegetatio 47: 259-256.

Maarel, E. van der. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. Vegetatio 77:7-19.

McKechnie, S. W., P. R. Ehrlich y R. R. White. 1975. Populations genetics of *Euphydryas* butterflies. I. Genetic variation and the neutrality hypothesis. Genetics 81: 571-594.

Melvin, R. G., W. A. Williams, N. K. McDougald, W. J. Clawson y A. H. Murphy. 1989. Predicting peak standing crop on annual range using weather variables. J. Range Manage. 42: 508-513.

Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. In: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds.). Colonization, succession and stability. Blackwell Scientific. Oxford. pp. 1-29.

Mueller, C. H. 1970. Phytotoxins as plant habitat variables. Rec. Adv. Phytochem. 3: 105-121.

Nikolayevskaya, M. V. 1949. Dinámica de la cubierta vegetal de la Reserva de Voronezh (en ruso). Nauchno-Metod. Zapiski Glavn. Uprav. po Zapovednikam 12: 126-135.

Olsen, S. R. y L. A. Dean. 1965. Phosphorus. In: Black, C.A. (ed.). Methods of soil analysis. Am. Soc. of Agron. Madison. pp. 1035-1049.

Olson, K. C., R. S. White y B. W. Sindelar. 1985. Response of vegetation of the northern Great Plains to the precipitation amount and grazing intensity. J. Range Manage. 38: 357-361.

Pitt, M. D. y H. F. Heady. 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in northern California. Ecology 59: 336-350.

Richards, L. A. 1973. Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos. 6a ed. Limusa. México, D.F. 172 pp.

Shiflet, T. N. y H. E. Dietz. 1974. Relationship between precipitation and annual rangeland herbage production in southeastern Kansas. J. Range Manage. 27: 272-276.

Smoliak, S. 1956. Influence of climatic conditions on forage production of shortgrass rangeland. J. Range Manage. 9: 89-91.

Smoliak, S. 1986. Influence of climatic conditions on production of *Stipa-Bouteloua* prairie over a 50-year period. J. Range Manage. 39: 100-103.

Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67: 1167-1179.

Ter Braak, C. J. F. 1988a. Partial canonical correspondence analysis. In: Bock, H.H. (ed.). Classification and related methods of data analysis. Elsevier Sc. Pub. B.V. (North-Holland). Amsterdam. pp. 551-558.

Ter Braak, C. J. F. 1988b. CANOCO-A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 3.1). TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Stat. Dept. Wageningen. 95 pp.

Ter Braak, C. J. F. 1990. Update Notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group. Wageningen. 35 pp.

Ter Braak, C. J. F. e I. C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. Adv. Ecol. Res. 18: 271-317.

Tevis, L., Jr. 1958. Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. Ecology 39: 681-687.

Tiedemann, A. R. y J. O. Klemmedson. 1973. Nutrient availability in desert grassland soils under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 37:107-111.

Vasek, F. C. y L. J. Lund. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave Desert dry lake. Ecology 61: 1013-1018.

Wisiol, K. 1984. Estimating grazingland yield from commonly available data. J. Range Manage. 37: 471-475.

Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. Ecology 43: 130-133.

LIBROS

La Universidad de Guadalajara publicó en 1995 el libro "Antología Botánica del Estado de Jalisco (México)", compilado por: Miguel Cházaro, Elba Lomelí, Raúl Acevedo y Sergio Ellerbacke.

Para la adquisición de esta obra favor de dirigirse a:

M. en C. Miguel Cházaro Basáñez
Depto. de Geografía y Ordenación Territorial
Universidad de Guadalajara
Av. Maestros y M. Bárcena
44280 Guadalajara, Jalisco
Tel. y Fax (3) 853-50-57

Esta revista aparece gracias
al apoyo económico otorgado por
el Consejo Nacional de Ciencia
y Tecnología, México.

Toda correspondencia referente a
suscripción, adquisición de
números o canje, debe dirigirse a:

ACTA BOTANICA MEXICANA

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán
México

Suscripción anual:

México N$ 40.00
Extranjero $ 15.00 U.S.D.